

# DIE NATÜRLICHEN PFLANZENFAMILIEN

NEBST IHREN GATTUNGEN  
UND WICHTIGEREN ARTEN, INSbesondere  
DEN NUTZPFLANZEN

UNTER MITWIRKUNG ZAHLREICHER HERVORRAGENDER FACHGELEHRten  
BEGRUendet von

A. ENGLER und K. PRANTL

ZWEITE STARK VERMEHRTE UND VERBESSERTE AUFLAGE  
HERAUSGEGEBEN VON  
ADOLF ENGLER (†)

FORTGESETZT VON

HERMANN HARMS und JOHANNES MATTFELD

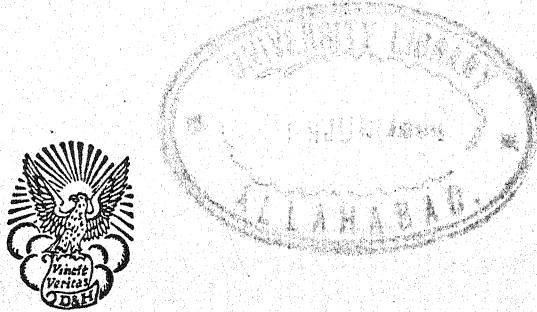
\*

## BAND 5a I

EUMYCETES: Allgemeiner Teil  
Bau, Entwicklung und Lebensweise der Pilze

Bearbeitet von Hans Greis

Mit 189 Figuren im Text



DUNCKER & HUMBLOT / BERLIN

W  
Q  
B  
N  
P  
S  
A  
T

180163

5805-39

2

Alle Rechte, auch die des auszugsweisen Nachdrucks,  
der photomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, vorbehalten  
Unveränderter Nachdruck des 1943 erschienenen Bandes

© 1959 Duncker & Humblot, Berlin

Gedruckt 1959 bei fotokop GmbH., Darmstadt

Printed in Germany

# Inhalt

## Eumycetes

### Allgemeiner Teil: Bau, Entwicklung und Lebensweise der Pilze

Allgemeine Merkmale . . . . .	1
I. Morphologie und Anatomie . . . . .	2
Literatur . . . . .	2
Die Zelle . . . . .	3
Zellinhaltsstoffe (Säuren, Zucker, Farbstoffe, Pilzgifte, Fermente) . . . . .	6
Der Zellkern . . . . .	11
Das Mycel . . . . .	15
Die Gewebeformen S. 17. — Faserhyphen S. 21. — Haarbildungen S. 21. — Paraphysen S. 21 — Cystiden S. 23. — Mycelborsten S. 26. — Zusammengesetzte Stacheln S. 27. — Dendro- physen S. 27. — Pseudophysen S. 27. — Capillitium S. 27. — Krallenhyphen S. 30. — Haft- hyphen S. 30. — Appressorien S. 30. — Hyphopodien, Stomatopodien, Haustorien S. 31. — Rhizoiden S. 31. — Stelzfüße S. 33. — Gefäßhyphen S. 33. — Milchgefäß S. 34. — Gloeo- zystiden S. 35. — Haken S. 36. — Die Schnallen S. 37	
Die Sporen und Sporeenträger . . . . .	40
Oidien S. 40. — Sproßzellen S. 41. — Gemmen S. 42. — Chlamydosporen S. 42. — Zoo- sporen und Zoosporangien S. 42. — Sporangiosporen und Sporangien S. 50. — Konidien S. 52. — Pycnosporen S. 60. — Ascosporen und Ascus S. 61. — Basidiosporen und Basidien S. 71. — 1. Die Holobasidie S. 75. — 2. Die Phragmobasidie S. 76	
Phylogenetische Beziehungen zwischen dem Ascus und der Basidie und zwischen der Holo- und Phragmobasidie . . . . .	77
1. Ableitung der Holobasidie aus dem Holoascus S. 78. — 2. Ableitung der Phragmobasidie aus der Holobasidie S. 79	
II. Die geschlechtliche Fortpflanzung . . . . .	86
Literatur . . . . .	86
Zur Geschichte der Sexualität . . . . .	92
Allgemeines über die Sexualvorgänge . . . . .	95
Die Archimycetes . . . . .	103
Die Phycomycetes . . . . .	109
1. Die Chytridiales . . . . .	109
2. Die Oomycetes . . . . .	113
A. Die Monoblepharidinea . . . . .	113
a) Die Monoblepharidaceae . . . . .	113
b) Die Blastocladiaceae . . . . .	116

B. Die Oomycetinae . . . . .	119
a) Die Aneylistaceae . . . . .	120
b) Die Saprolegniaceae . . . . .	122
c) Die Peronosporaceae . . . . .	127
3. Die Zygomycetes . . . . .	133
a) Die Mucoraceae . . . . .	133
b) Die Endogonaceae . . . . .	141
c) Die Entomophthoraceae . . . . .	143
d) Die Basidiobolaceae . . . . .	144
Die Ascomyces . . . . .	144
I. Die Protascomyces . . . . .	147
II. Die Euascomyces . . . . .	156
1. Die Taphrinales . . . . .	156
2. Die Plectascales . . . . .	158
3. Die Myriangiales . . . . .	162
4. Die Pseudosphaeriales . . . . .	163
5. Die „Perisporiales“ . . . . .	164
6. Die Hypocreales . . . . .	166
7. Die Sphaeriales . . . . .	168
8. Die Phacidiales . . . . .	177
9. Die Pezizales . . . . .	178
10. Die Helotiales . . . . .	183
11. Die Helvellales . . . . .	183
12. Die Tuberales . . . . .	185
Anhang: Die Laboulbeniales . . . . .	186
Rückblick auf die Ascomyces . . . . .	189
Die Basidiomycetes . . . . .	190
I. Die Hemibasidiomycetes . . . . .	192
1. Die Uredinales . . . . .	192
2. Die Ustilaginales . . . . .	207
II. Die Eubasidiomycetes . . . . .	216
1. Die Tremellales (Auriculariales, Tremellales, Dacryomycetales) . . . . .	219
2. Die Hymenomycetes und Gastromycetes . . . . .	219
<b>III. Die Fruchtkörper . . . . .</b>	<b>232</b>
Literatur . . . . .	232
Allgemeines . . . . .	233
I. Die Fruchtkörper der Zygomycetes . . . . .	235
II. Die Fruchtkörper der Ascomyces . . . . .	236
1. Die Peritheciens . . . . .	236
2. Das Pseudoperithecium . . . . .	246
3. Die Stromatothecien . . . . .	251
4. Das Hysterothecium . . . . .	253
5. Pycnothecien, Thyrothecien, Katothecien . . . . .	253
6. Die Apothecien . . . . .	256
III. Die Fruchtkörper der Basidiomycetes . . . . .	265
1. Die flächen- und krustenförmigen Fruchtkörper . . . . .	265
2. Die Fruchtkörper der Auriculariales, Tremellales, Tulasnellales und Dacryomycetales	270
3. Die Fruchtkörper der Hymenomycetes . . . . .	272

a) Das Hymenium . . . . .	274
b) Der Hymenophor . . . . .	275
c) Die Fruchtkörperhüllen der Hymenomycetinae . . . . .	278
4. Die „Fruchtkörper“ der Uredinales und Ustilaginales . . . . .	284
5. Die Fruchtkörper der Gastromycetes . . . . .	284
Anhang: 1. Die Fruchtkörper der „Fungi imperfecti“ . . . . .	295
2. Die Fruchtkörper der Laboulbeniales . . . . .	300
<b>IV. Phylogenie . . . . .</b>	<b>301</b>
Literatur . . . . .	301
1. Verwandtschaftliche Beziehungen der Eumycetes . . . . .	302
2. Pilze aus früheren Erdperioden . . . . .	310
Übersicht über das System der Eumycetes . . . . .	311
<b>V. Verbreitung der Pilze . . . . .</b>	<b>315</b>
Zahl der Pilze . . . . .	315
Geographische Verbreitung der Pilze . . . . .	316
<b>VI. Ökologie der Pilze . . . . .</b>	<b>319</b>
Literatur . . . . .	319
a) Brackwasserbewohner . . . . .	320
b) Süßwasserpilze . . . . .	321
c) Bodenpilze . . . . .	321
α) Hexenringe S. 321. — β) Wassergehalt des Substrates und Pilzwachstum S. 322. —	
γ) Wasseraabgabe der Pilze S. 322. — δ) Bodenbeschaffenheit und Pilzvorkommen S. 323. —	
ε) Lichteinfluß auf das Pilzwachstum S. 323. — ζ) Wärme und Pilzwachstum S. 324	
d) Symbiose . . . . .	324
α) Peritrophe Mycorrhiza S. 324. — β) Ektotrophe Mycorrhiza S. 325. — γ) Endotrophe Mycorrhiza S. 327. — δ) Pilzsymbiose mit Tieren S. 330	
e) Nutzen und Schaden der Pilze . . . . .	332
α) Pilze der Technik (Hefen, Gärung) S. 332. — β) Speise- und Giftpilze S. 336. — γ) Pilze als Holzzerstörer S. 338. — δ) Parasitische Pilze S. 340	
Nachträge . . . . .	344
Register . . . . .	347

W  
Q  
B  
M  
  
E  
S  
A  
H



# EUMYCETES (FUNGI).

## Allgemeiner Teil.

### Bau, Entwicklung und Lebensweise der Pilze.

Von

**Hans Greis.**

Mit 189 Figuren.

#### Allgemeine Merkmale.

Die Pilze sind chlorophyllose Organismen, deren Zellverbände zu lagerartigen Gebilden (Thalli) verbunden sind. Infolge des Mangels an Chlorophyll ist die Ernährungsweise der Pilze eine heterotrophe. Sie leben von lebender oder toter organischer Substanz; im ersten Falle ist die Lebensweise eine parasitische, im letzten Falle eine saprophytische. Außerdem leben manche Pilze in Symbiose mit höheren Pflanzen oder mit Tieren oder mit Algen; die letztere Symbiose bezeichnet man als Flechtenbildung. Die Zellen der Pilze besitzen außer Plasma echte Zellkerne, die sich mitotisch teilen. Die Zellkerne sind wie bei den übrigen Pflanzen gebaut und bestehen aus einer chromatischen Substanz, die im Ruhekern oft nicht färbbar ist, so daß der Kern leer erscheint, und aus einem oder mehreren Nukleolen. In den Zellen findet sich noch eine Reihe von Einschlüssen, aber keine Chromatophoren und keine Stärkekörper. Stärke fehlt bei den Pilzen vollkommen. Als Reservestoffe sind Glykogen und Fett verbreitet. Die Zellwände bestehen aus Zellulose oder Chitin, oder aus beiden Stoffen. Die *Archimycetes* haben nackte Protoplasten.

Die Pilze sind in ihren niedersten Vertretern einzellig, sonst mehrzellig. Die Zellen sind bei den höheren Pilzen langgestreckt, schlauchförmig, und teilen sich nur in einer Richtung, so daß sie fadenförmig hintereinander liegen. Solche Fäden heißen Hyphen und ihre Gesamtheit nennt man Mycel. Die Hyphen haben Spitzenwachstum; sie können unseptiert sein, wie bei den *Phycomycetes*, oder durch echte Querwände oder Pseudosepten — letzteres besonders bei manchen *Oomycetes* in hohem Alter — in Zellen unterteilt sein. Besteht das Mycel nur aus einer einzigen Zelle, so spricht man von cönzytischen Mycelien. Die Zellen der Pilze sind ein- oder mehrkernig.

Bei den höheren Pilzen, den *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* und *Fungi imperfecti*, entstehen auf den Mycelien verschiedengestaltige Fruchtkörper. Die Fruchtkörper der *Ascomycetes* gehören der Haplophase an, die der *Basidiomycetes* der Dikaryophase, d. i. der Paarkernphase, die sich dadurch auszeichnet, daß die Zellen zu Paaren angeordnete Kerne besitzen. Die Paarkernigkeit verdankt ihre Entstehung einem echten Befruchtungsvorgang oder einem Ersatz-Befruchtungsvorgang. Die Dikaryophase besitzen nur die Pilze. Die Pilze sind Haplobionten oder Haplodiplobionten. Bei den *Phycomycetes* und den *Ascomycetes* überwiegt die Haplophase, bei den *Basidiomycetes* die Dikaryophase. Die Diplophase ist in allen Fällen nur von kurzer

Dauer, lediglich bei einigen Formen mit einem antithetischen Generationswechsel erreicht sie einen größeren Umfang. Kernphasenwechsel, das Abwechseln zwischen Zellen mit haploiden und solchen mit diploiden Kernen, ist bei den Pilzen mit Ausnahme einiger parthenogenetischer Formen stets vorhanden. In manchen Fällen geht mit dem Kernphasenwechsel ein Ernährungswechsel Hand in Hand, besonders bei den Rostpilzen, bei denen es neben Formen, die sowohl in der Haplo- wie Dikaryophase auf dem gleichen Wirt leben, auch solche gibt, die in der Dikaryophase auf einem anderen Wirt leben als in der Haplophase. Solche Formen nennt man wirtswechselnde oder heterözische im Gegensatz zu den autözischen, die immer auf dem gleichen Wirt leben. Der Kernphasenwechsel ist stets mit einer Reduktion der Chromosomenzahl verbunden, die in der Meiosis erfolgt. Die Meiosis erfolgt entweder bei der Sporenbildung oder bei der Zygogenkeimung.

Die geschlechtliche Fortpflanzung der Pilze zeigt die mannigfältigsten Formen auf und besteht in zwei Hauptteilvorgängen, in der Zytogamie oder Zellverschmelzung, der früher oder später die Karyogamie oder Kernverschmelzung folgt. Zytogamie und Karyogamie sind bei den niederen Pilzen, so den *Phycomyces*, in der Regel enge miteinander verbunden, doch verzögert sich bei den höheren *Phycomyces*, so den *Zygomycetes*, die Karyogamie zeitlich und bei den *Asco-* und *Basidiomycetes* auch räumlich, voneinander getrennt durch die Dikaryophase. Der Ort, an dem die Karyogamie stattfindet, heißt Zeugite, der Ort, an dem die Reduktionsteilung abläuft, Gonotokont (= Ort der Gonen- (= Tetraden, Sporen-)bildung). Die Sporen entstehen entweder endogen in bestimmt gestalteten Behältern, oder exogen an Sporeenträgern. Geht der gesamte Vegetationskörper in der Fruchtkörper- bzw. Sporenbildung auf, so spricht man von holokarpischen Formen; werden die Fruchtkörper und Sporen nur von einem Teil des vegetativen Gewebes gebildet, so nennt man die betreffenden Pilze eukarpisch.

Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt bei einigen Wasserpilzen durch Zosporen, sonst durch endogene Sporen in Sporangien, oder durch abgeschnürte Zellen (Konidien, exogene Sporen), oder durch Zerfall von Hyphen (Oidien), oder auch durch Zerfall von Mycelien. Ganze Mycelien oder Mycelteile können zu Dauergewebe (Sklerotien) umgebildet sein; oder einzelne Zellen werden zu derbwandigen Dauersporen (Gommen, Chlamydosporen).

## I. Morphologie und Anatomie.

### Zitierte Literatur.

Allgemeine Werke. De Bary, A., Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884. — Brefeld, O., Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze I—IV, Leipzig 1872, 1874, 1877; V. Botanische Untersuchungen über Hefenpilze, 1880; VI—X. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, 1887—1891. — Clements, Fr. E. and Shear, C. L. The Genera of Fungi, New York 1931. — Gäumann, E., Vergleichende Morphologie der Pilze, Jena 1927. — Gwynne-Vaughan, H. C. I., The Structure and Development of the Fungi, 2. Aufl. Cambridge, Univ. Press 1937. — Kniep, H., Die Sexualität der niederen Pflanzen, Jena 1928. — L. Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 2. Aufl. I. Pilze, I.—II. Abteilung, bearb. v. Winter, G. 1880—1887; III. Abt. bearb. v. Rehm, H. 1887—1892; IV. Abt. bearb. v. Fischer, A. 1892 — Saccardo, P. A., Sylloge Fungorum I—XXIV, Padua 1890—1941. — v. Tavel, F., Vergleichende Morphologie der Pilze, Jena 1892. — Zopf, W., Die Pilze, in Schenk's Handbuch der Botanik 4, 1890. — Während des Druckes erschien: Lohweg, H., Anatomie der Asco- und Basidiomyceten, in Linsbauer, Handb. Pflanzenanatomie VI, 1941, 572 S.; hier wird eine physiologische Anatomie der höheren Pilze gegeben.

Spezielle Literatur. Andrus, C. F. and Harter, L. L., Organisation of the unwalled ascus in two species of *Ceratostomella*, in Journ. Agr. Res. 54, 1937. — v. Büren, G., Die schweizerischen Protomycetaceen mit bes. Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte u. Biologie, in Beitr. z. Kryptogamenflora der Schweiz 5. I, 1915. — Buller, A. H., The function and the fate of the cystidia, in Ann. of Bot. 4, 1910; Researches on Fungi I, 1909; II, 1922; III, 1924; IV, 1931; V, 1933 (London). — Castle, E. S., Orientation of the structure in the cell wall of *Phycomyces*, in Protoplasma 31, 1938. — Craigie, J. H., Function of pycnia in the Rust Fungi, in Nature 120, 1927. — Emmons, C. W., The ascocarps in species of *Penicillium*, in Mycologia 27, 1935. — Falk, R., Die Lenzitesfäule des Koniferenholzes; Hausschwammforschungen, herausgeg. v. Möller, 3, 1909; Die Meruliusfäule des

Bauholzes, ebenda 6, 1912. — Gaillard, A., Le genre *Meliola*, Thèse, Paris 1892. — Greis, H. *Nidulariopsis melanocarpa* Greis, in *Hedwigia* 75, 1935; Entwicklungsgeschichtl. Unters. an Basidiomyceten I, Z. Entwicklungsgeschichte v. *Lepiota acutesquamosa* Weinm., in Jahrb. f. wiss. Bot. 84, 1937; Entw. Unters. an Bas. II, Fruchtkörperbildung u. Basidienentwicklung v. *Tylostoma mammosum* Fr., ebenda 84, 1937; Entw. Unters. an Bas. III, Die Entstehung d. Wirtelschnallen bei *Conio-phora cerebella*, ebenda 84, 1937; Die Entstehung d. Basidiomycetenschnallen aus den Ascomyceten-haken, ebenda 86, 1938; Die Sexualvorgänge bei *Tuber aestivum* und *Tuber brumale*, in Biol. Zentralbl. 58, 1938; Ascusentwicklung von *Tuber aestivum* u. *Tuber brumale*, in Ztschr. f. Bot. 34, 1939. — Har-der, R., Über das Vorkommen von Chitin und Zellulose und seine Bedeutung für die phylogenetische und system. Beurteilung der Pilze, in Ges. d. Wiss. z. Göttingen, Nachr. aus d. Biologie 3, 1937. — Harper, R. A., Sexual reproduction and the organisation of the nucleus in certain Mildews, Publ. Carnegie Inst. Washington, 1905. — Höchlik, W., On three pythiaceous Oomycetes, in Beih. Bot. Centralbl. 55, 1936. — Hopkins, E. W., Microchemical tests on the cell walls of certain Fungi, Cellulose and Chitin, in Trans. Wisconsin Acad. Madison 24, 1929. — Jahn, A., Über Wachstum, Plasmatrö-nung und veg. Fusionen bei *Humaria leucoloma*, in Ztschr. f. Bot. 27, 1934. — Juel, H. O., Die Kern-teilungen in den Basidien, in Jahrb. f. wiss. Bot. 32, 1898; Cytologische Pilzstudien, in Nova Acta R. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. IV, 4, 1916. — Kniep, H., Beitr. z. Kenntnis d. Hymenomyceten I und II, in Ztschr. f. Bot. 5, 1913; Beitr. z. Kenntn. d. Hymen. III, ebenda 7, 1915; Über d. Bedin-gungen der Schnallenbildung bei d. Basidiomyceten, in Flora, N. F. 11/12, 1918. — Knoll, F., Unters. über den Bau und die Funktionen d. Cystiden, in Jahrb. f. wiss. Bot. 50, 1912. — Levine, M., Studies in the cytology of the Hymenomycetes, especially *Boleti*, in Bull. Torrey Bot. Club 40, 1913. — Loh-wag, H., Zur Homologisierung d. Konidien v. *Ascoidea*, in Biologia Generalis 2, 1926; Das Oogon als Wesensbestandteil der Geschl.-organe im Pilzreich, ebenda 3, 1927; Mykolog. Studien XIV, Zur Anatomie des Strangmycels v. *Gyrophana lacrymans* (Wulf) Pat., in Annales mycologici 36, 1938. — Maire, R., Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes, in Bull. Soc. Mycol. de France 18. Suppl., 1902; Thèse, Paris 1902. — Martens, P. L., L'origine du crochet et de l'anse d'anastomose chez les Champignons supérieurs, in Bull. Soc. Mycol. de France 48, 1932. — Martin, E. M., Cytological studies of *Taphrina coryli* Nishida on *Corylus americana*, in Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts and Lett. 21, 1924. — Nabel, K., Über d. Membran niederer Pilze, besonders von *Rhizidio-myces bivellatus* nov. spec., in Arch. f. Mikrobiol. 10, 1939. — Neuhoff, W., Zytologie u. sys-tematische Stellung der Auriculariaceen und Tremellaceen, in Bot. Arch. 8, 1924. — Noble, M., The Morphology and Cytology of *Typhula trifoliae* Rostr., in Ann. of Bot. N. S. 1, 1937. — Patouillard, N., Essai taxonomique sur les familles et les genres des Hymenomycètes, Thèse Pharm., Paris 1900. — Prosikerakow, N. J., Über die Beteiligung des Chitins am Aufbau der Pilzwand, in Biochem. Ztschr. 167, 1926. — Schröter, J., in E. P. I. Aufl. I 1 (1892) 42. — Schuhmacher, J., Das Ektoplasm der Hefezelle, Unters. über d. chem. Zusammensetzung d. Zellmembran u. d. Kittsubstanz d. Hefezelle, in Centralbl. f. Bakteriol. I. 108, 1928. — Solms-Laubach, zu, H., *Ustilago Treubii* Solms, in Ann. jard. bot. de Buitenzorg 6, 1887. — Thomas, R. C., Composition of fungus hyphae, in Amer. Journ. of Bot. 15, 1928. — Varitchak, B., Contribution à l'étude du développement des Ascomycètes, in Le Botaniste 23, 1931. — Zellner, J., Chemie d. höheren Pilze, Leipzig 1907. — Zickler, H., Die Spermatienbefruchtung bei *Bombardia lunata*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55, 1937. — Ziegenspeck, H., Über Jod unter Blaufärbung aufnehmende Stoffe in den Ascis von Flechten (Isolichenin), in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 42, 1924.

## Die Zelle.

Die äußere Gestalt der Pilzzelle ist in den überwiegenden Fällen schlauchförmig; nur bei den niederen Gruppen, den *Archimycetes*, die vielfach zu den Pilzen gerechnet werden, und bei den *Saccharomycetes* unter den *Ascomycetes* kommen ovale oder kuge-lige, freie Zellen vor (Fig. 1). Das Protoplasma ist in der jugendlichen Zelle feinkörnig oder granuliert, in älteren Zellen ist es von vielen, manchmal sehr großen, Vakuolen durchsetzt und erscheint dann schaumig. Im Plasma der Zellen liegen ein, zwei oder viele Kerne. Während bei manchen Familien die Zellen ein eigenständiges Leben führen, so z. B. bei den *Saccharomycetes*, sind sie bei den weitaus meisten Pilzen zu Verbänden zusammengeordnet, zu Hyphen, und diese wiederum zu größeren Komplexen, den Mycelien (Fig. 2). Die keimende Spore treibt an einer oder an mehreren Stellen, die vorgebildet sein können oder nicht, Keimschlüche hervor, die dicht mit Protoplasma gefüllt sind. Die Keimschlüche wachsen bei manchen Arten nur langsam, bei anderen dagegen sehr schnell und unter lebhafter Verzweigung zum Mycel heran. Bei den *Phyco-mycetes* bleibt das Mycel durch das ganze Leben hindurch einzellig und Querwände werden nur ausgebildet, wenn die Fortpflanzungsorgane oder -zellen abgegliedert werden.

Aber schon innerhalb der *Phycomycetes* zeigen sich Gattungen und Arten, deren Mycel nicht mehr einzellig, sondern durch zahlreiche Querwände in Zellen unterteilt ist.

Die Zellteilung verläuft in den meisten Fällen so, daß zunächst an einer bestimmten Stelle der Längswand der Hyphe ein diaphragmaartiger Membranwulst entsteht, der sich immer mehr gegen die Zellmitte hin erhebt. Die so entstehende Querwand schließt sich entweder ganz, oder es bleibt in der Zellmitte ein Porus ausgespart (z. B. bei *Sordaria*-Arten), durch den das Plasma zweier angrenzender Zellen in dauernder Verbindung bleibt. In alten Zellen oder in der Nähe von Wundstellen wird der Querwandporus häufig durch einen Kallus verschlossen, wodurch die Verbindung der angrenzenden Zellen abreißt. In anderen Fällen entsteht die Querwand in den Zellen jedoch nicht

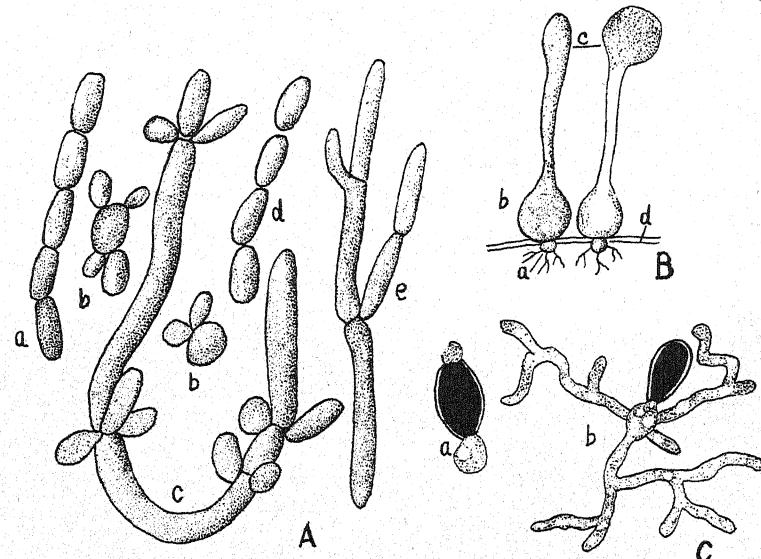


Fig. 1. A *Monilia candida* Bourd. a Oidien; b Sproßzellenbildung; c Hyphe mit Sproßzellenbildung; d in Oidien zerfallende Hyphe; e verzweigte Hyphe. B *Rhizidiomyces apophysatus* Zopf. Zwei junge Pflänzchen in Keimung; a Apophyse mit Rhizoiden; b Vegetationskörper; c Keimblase, in der die Zoosporen entstehen; d Oogonwand von *Saprolegnia*. C Sporekeimung bei *Sordaria fimicola* Rob. a keimende Spore; b Keimmycel. (A und C Originale, B nach Zopf.)

wallartig von den Längswänden her, sondern quer durch die ganze Zelle tritt eine plasmatische Platte in Erscheinung, so daß die Querwand in einem Zuge voll ausgebildet wird. Sie ist dann von Anfang an geschlossen und es wird erst später ein Porus ausgebildet, oder es bleibt, wenn in der Wandmitte eine Vakuole vorhanden ist, ebenfalls ein Porus von Anfang an ausgespart. Solange ein Porus vorhanden und auch offen ist, wandern das Plasma, die Nährstoffe und die Vakuolen von einer Zelle zur anderen. In manchen Fällen sieht man auch Kerne in die Nachbarzelle hinüberwandern, doch scheinen diese meist in den zugehörigen Zellen liegen zu bleiben.

Die Plasmaströmung ist bei manchen Pilzen leicht zu verfolgen, so z. B. bei *Pythium Debaryanum*, *Sordaria fimicola* und anderen. Die Plasmaströmung bewirkt die Weiterleitung der durch die im Substrat (in der Pflanze oder im Boden) wachsenden Hyphen aufgenommenen Nährstoffe, Wasser usw. Die Strömungsgeschwindigkeit kann beträchtliche Werte erreichen, z. B. bei *Humaria leucomoma* 15 mm in der Minute. Hier werden vom Plasmastrom keine Kerne mitgeführt, auch die Vakuolen bleiben vielfach liegen. Die Strömung findet sowohl im Licht als in der Dunkelheit statt. Die Richtung verläuft im allgemeinen akropetal und von den Stellen des höheren zu denen des niederen osmotischen Druckes. Sie wird durch die Umwandlung osmotisch wirksamer in osmotisch unwirksame Substanzen aufrecht erhalten (Jahn 1934). In Zusammen-

hang mit Hyphenfusionen (Anastomosenbildung) kann sich die Strömung in ihrem Verlaufe ändern, was auf Wanddruckänderungen in den fusionierenden Hyphen zurückzuführen sein dürfte. Die Bedeutung der Anastomosen-Bildung zwischen den einzelnen Hyphen liegt im Ausgleich der Wasser- und Nährstoffversorgung, was besonders für solche Hyphen von Wichtigkeit ist, die in nährstoffarme Zonen des Substrates vorgestoßen sind, sowie für sehr rasch wachsende Hyphen, wie dies bei *Humaria* der Fall ist, wo die Hyphen in der Minute einen Zuwachs von rund 52  $\mu$  erhalten (Fig. 3).

Die Zellwände der Pilze bestehen aus Zellulose oder aus Chitin. Hatte man früher angenommen, daß auf Grund der chemischen Beschaffenheit der Zellmembran sich die Pilze in Chitin- und Zellulosepilze scheiden ließen, so zeigte sich in den letzten Jahren immer mehr, daß eine solche Scheidung nicht aufrechterhalten werden kann. Nahm man früher an, daß die *Archimycetes* und *Oomycetes* Zellulosepilze wären, die *Zygomycetes*, *Asco-*, *Basidiomycetes* und *Fungi imperfecti* Chitinpilze, so ergab sich, daß die Arten der *Oomyceten*-Gattung *Blastocladia*, die als Zellulosepilze galten, in Wirklichkeit Chitinpilze sind (Harder 1937, Nabel 1939), womit bei den *Oomycetes* außer Zellulose auch Chitinvertreter vorhanden sind. Anderseits zeigte sich, daß bei *Mucor Rouxi* je nach dem Alter Zellulose oder Chitin vorhanden ist (Hopkins 1929), womit auch bei den *Zygomycetes* nicht nur Chitinwände vorkommen. Der Ascus der *Ascomycetes* besteht ebenfalls nicht in seinem ganzen Ausmaße aus Chitin, sondern ergibt besonders in der Scheitelregion Blaufärbung mit Jodlösung, was auf Hemizellulosen (Schüssnig) oder amyloide Substanzen (Ziegenspeck 1924) hinweist.

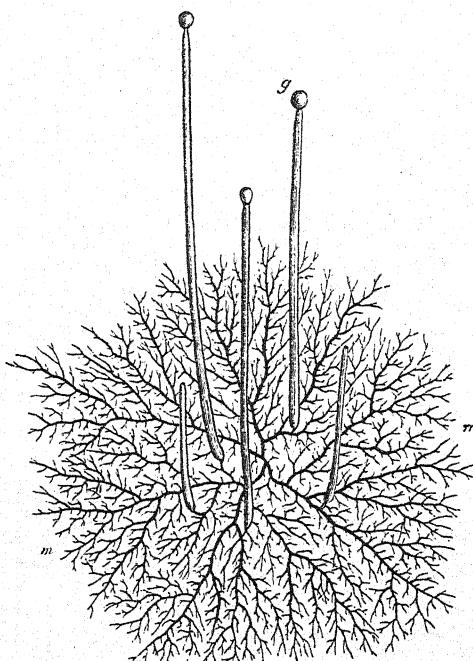


Fig. 2. *Phycomyces nitens* Kunze et Schmidt. m Mycel,  
g Sporangienträger. (Nach Sachs.)

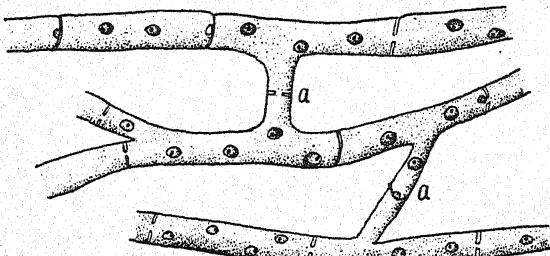


Fig. 3. Anastomosenbildungen am vegetativen Mycel von *Sordaria fimicola* Rob. (Orig.)

tiges, dem Sphingomyelin sehr nahestehendes Lipoid. Die Wand der Hefesporen besteht aus Lipoideiweiß-Verbindungen (Schuhmacher 1928). *Psalliota campestris*, *Lactarius volemus*, *Armillaria mellea* und *Polyporus betulinus* besitzen neben Chitin noch Chitosan, Chitose und ein Chito-

Neben diesen beiden Stoffen kommen in den Pilzzellwänden noch manch andere Stoffe vor. So besteht die Membran der Hefen (*Saccharomyces*) aus Phosphorylkoproteid, das Eisen, Schwefel und Glukosamin enthält. Die über der Zellmembran liegende Schicht, die Kittsubstanz, enthält an Eiweiß gebundenes grampositives Lipoid, ein freies, nur in heißem Alkohol lösliches, stickstoff- und phosphorhaltiges Plasteoproteide. Die

sansulfat (Proskeriakow 1926). In den Membranen von *Boletus edulis* und *Bulgaria inquinans* kommt Paradextran vor, in denen von *Polyporus betulinus* Para-isodextran, in den Wänden von *Pachyma pinetorum* und *P. cocos* Pachymose. In der Zellwand verschiedener *Fusarium*-Arten ist neben einem Chitinskelett und einem Zellulose-Fettsäure-Komplex auch Pektin gefunden worden (Thomas 1928). Viele Pilze sondern „Pilzschleime“ ab, die wohl zum Teil aus den Zellen selbst, teils aus den Zellwänden stammen, so bei *Tremella*, *Calocera*, *Phallus*, *Astraeus stellatus* (Scop.) Morgan (= *Geaster hygrometricus* Fries), *Sphaerobolus*, *Nidulariopsis* und den Sporen mancher *Ustilago*-Arten.

Die Oberfläche der Zellwand ist entweder glatt oder mit Calciumoxalat-Inkrustierungen versehen und daher rauh, körnig oder flockig. Starke Wandverdickungen finden sich besonders bei den „Haarbildungen“ mancher Pilze, z. B. von *Solenia anomala* (Fig. 4), wo an dickwandigen Hyphen, deren Lumen fast zum Schwinden gebracht ist, ebenso dicke Konidien abgeschnürt werden, deren Wand mit warzigen Erhebungen versehen ist (Greis 1938). Sehr starke Wandverdickungen weisen die Cystiden mancher *Corticieae* und *Peniophoreae*, sowie das Capillitium vieler *Gastromycetes* auf (Fig. 19 B). Die Pilzzellwände sind entweder strukturlos oder lassen besondere Strukturen erkennen, wie bei manchen *Phycomycetes*. So läßt sich bei *Phycomyces* in der primären Wand der Sporangienträger und Sporangiengen mit Kongorotfärbung eine interfibrilläre Substanz nachweisen, die durch Kalilauge und verdünnte Säure entfernt werden kann, die eine große Brechungszahl aufweist und rechtwinklig zu den querverlaufenden Chitinfilzbrillen strukturiert ist (Castle 1938).

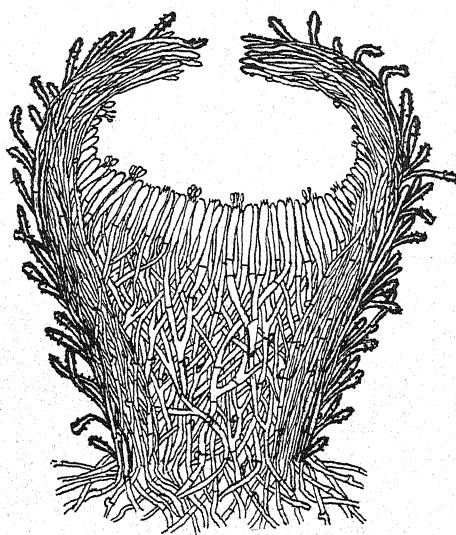


Fig. 4. Fruchtkörper von *Solenia anomala* Pat. Haarbildungen an der Außenseite des Fruchtkörpers, die teilweise zur Konidienbildung schreiten. (Nach Greis 1938.)

### Zellinhaltsstoffe.

Von den zahlreichen Inhaltsstoffen der Pilzzellen können nur einige angeführt werden. Ihre Erschließung wurde erst durch komplizierte Analysen möglich, da sie sich der unmittelbaren mikroskopischen Beobachtung entziehen. Es zeigt sich mit dem Fortschreiten derartiger Analysen immer mehr, daß das Pilzplasma ein sehr kompliziertes Gebilde ist. Eine Topologie der einzelnen Stoffe ist heute nur in wenigen Fällen bekannt.

**Säuren.** Von Säuren ließen sich unter anderen nachweisen: Ameisensäure  $\text{HCOOH}$  z. B. in *Claviceps purpurea*, *Lactarius vellereus* usw.; Essigsäure  $\text{CH}_3\text{COOH}$  in *Boletus edulis*, *Cantharellus cibarius* u. a.; n-Buttersäure  $\text{C}_4\text{H}_8\text{O}_2$  in *Amanita muscaria*, *Lactarius piperatus* u. a.; Iso-Valeriansäure  $\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_2$  in *Calocera viscosa*; Lactariussäure  $\text{C}_{15}\text{H}_{30}\text{O}_2$  in *Lactarius*-Arten; Ölsäure  $\text{C}_{18}\text{H}_{34}\text{O}_2$  in *Amanita pantherina*, *Claviceps purpurea*; Fumarsäure  $\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_4$  in *Tuber cibarium*, *Gyromitra esculenta*, *Aspergillus fumarius*; Milchsäure  $\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$  in *Claviceps purpurea*, *Gyromitra esculenta*; Äpfelsäure  $\text{C}_4\text{H}_6\text{O}_5$  in *Polyporus officinalis*, *Psalliota campestris*; Weinsäure  $\text{C}_4\text{H}_6\text{O}_6$  in *Cantharellus cibarius*; Citronensäure  $\text{C}_6\text{H}_8\text{O}_7$  in *Aspergillus niger*, *Amanita muscaria*; Benzoesäure  $\text{C}_6\text{H}_5\text{COOH}$  in *Hydnellum ferrugineum*. Außerdem bei den genannten Arten finden sich die gleichen Stoffe noch bei einer Unzahl anderer Species.

Phosphatide wurden ebenfalls in einer großen Anzahl von Pilzen nachgewiesen, so in Hefen, *Ustilago Maydis*, *Amanita muscaria*, *Psalliota campestris* u. a. Es wurden gefunden  $\alpha$ -Lezithin,  $\beta$ -Lezithin, Cholin und Colamin.

Weitverbreitet sind die Phytosterine, so Ergosterin  $C_{27}H_{42}O$  in *Amanita muscaria*, *Am. phalloides*, bei vielen anderen *Basidiomycetes* und bei *Saccharomyces cerevisiae*; Fungisterin  $C_{25}H_{40}O$  bei *Aspergillus Oryzae*, *Claviceps purpurea* und sehr vielen *Basidiomycetes*; Cholesterin (Form. verschieden) bei *Claviceps purpurea*, *Penicillium glaucum*, *Psalliota campestris* u. a.; Zymosterin  $C_{27}H_{44}O$  als Begleitstoff des Ergosterins in Hefen.

Zuckeralkohole. Erythrit  $C_4H_{10}O_4$  kommt in den Sporen von *Ustilago Maydis* vor; d-Sorbit  $C_6H_{14}O_6$  in *Boletus bovinus*; d-Mannit  $C_6H_{14}O_6$  bei etwa 250 verschiedenen Pilzen.

Zucker. d-Mannose  $C_6H_{12}O_6$  wurde gefunden bei *Aspergillus Oryzae*, *Auricularia Auricula-Judae* u. a.; Trehalose  $C_{12}H_{22}O_{11} + 2H_2O$  bei *Tilletia Tritici*, *Boletus edulis* u. a.; Maltose  $C_{12}H_{22}O_{11}$  bei *Hypoloma fasciculare* usw.; Myco-Inulin ( $C_6H_{10}O_5)_x$  bei *Elaphomyces cervinus*; Glykogen ( $C_6H_{10}O_5)_x$  bei *Saccharomyces cerevisiae*, *Boletus edulis* usw.

Von den zahllosen anderen Stoffen seien nur noch die besonders interessierenden Pilzfarbstoffe in groben Umrissen angeführt. Auch hier können nur ein oder zwei Pilze angegeben werden, bei denen sie gefunden wurden (im übrigen vgl. Klein, Handbuch der Pflanzenanalyse, Wien 1932/34).

a) Rote Pilzfarbstoffe. Muscarufin kommt z. B. bei *Amanita muscaria* vor. Es ist ein roter, in Nadeln auskristallisierender Farbstoff von der Formel  $C_{25}H_{16}O_9$  und dem Fp. von  $275^\circ$ . Dermocycin ( $C_6H_{12}O_7$ ) und Emodin ( $C_{15}H_{10}O_5$ ), beide aus *Dermocybe sanguinea* gewonnen, sind rotgelbe Farbstoffe. Emodin gibt aus Eisessig glänzende rotgelbe Nadeln vom Fp.  $253-254^\circ$ , Dermocycin aus Eisessig rote Prismen oder Nadeln vom Fp.  $228-229^\circ$ . Luridussäure (Formel unbekannt) wurde aus dem Hymenophor von *Boletus luridus* erhalten und gibt in wässriger Lösung bordeauxrote Kristalle. Boletol ( $C_{15}H_8O_7$ ) kommt in den roten Hutstielen und Hymenophoren von *Boletus luridus*, *B. satanas* u. a. vor. An diesen Farbstoff ist das Blauwerden des verletzten Fleisches der genannten Pilze gebunden, ebenso das Bläuen der Hymenophore bei Druck. Aus Äther erhält man den Stoff in feinen roten Nadeln. Pantherinsäure (Formel unbekannt) wurde aus *Amanita pantherina* als gelbe bis gelbbraune Kristalle gewonnen. Rhizopogonsäure (Formel unbekannt) wird aus *Rhizopogon rubescens* erhalten, und zwar aus Alkohol in roten Nadeln. Mycoporphyrin (Formel unbekannt) erhält man in roten Prismen aus den Sklerotien von *Penicilliopsis clavariiformis*. Xanthotrametin kommt in *Trametes cinnabarina* vor und wird aus Alkohol in Form von rotbraunen, spindelförmigen Kristallen erhalten. Inolomsäure wurde bei *Inoloma Bulliardii* aus Äther in kleinen ziegelroten, pleochroitischen Kristallen festgestellt. Bulgarin in *Bulgaria inquinans* ergibt aus Chloroform glänzende, kupferrote Kristalle. Oryzaerubin erhält man aus Äther in zwei Substanzen, dem  $\alpha$ - und  $\beta$ -Oryzaerubin. Der Farbstoff kommt in *Monascus purpureus* vor. Der Pilz wird von den Chinesen gezüchtet (auf gekochtem Reis) und der Farbstoff zum Färben von Eßwaren und Getränken verwendet. Sklererythrin und Sklerojodin, beide im Mutterkorn, *Claviceps purpurea*; erstere ist rot amorph, letzteres stark violett. Der Nachweis der beiden Stoffe dient zur Feststellung, ob Mehl Mutterkorn enthält. Aus *Russula integra* (Huthaut) wurde ein roter sogenannter Russulafarbstoff gewonnen, aus *Penicillium spinulosum* ein purpurner Farbstoff, dessen dunkle, fast schwarze Kristalle metallisch glänzen.

b) Gelbe Farbstoffe. Carotinoide sind bei den Pilzen offensichtlich weit verbreitet. Bei *Fusarium spec.* wurden die typischen Carotinoidtafeln erhalten. Carotinoide wurden beobachtet bei *Gymnosporangium Juniperi*, *Melampsora Salicis*, *Puccinia coronata*, *Triphragmium Ulmariae*, *Peziza bicolor*, *P. scutellata*, *Calocera viscosa*, *Dacryomyces stillatus*, *Polystigma rubrum*, *Nectria cinnabarina* u. a. Zwei gelbe

Farbstoffe aus dem Mutterkorn, Ergochrysin und Secalonsäure, dürften identisch sein und wahrscheinlich die Formel  $C_{21}H_{22}O_9C_{28}H_{28}O_{12}$  besitzen. Sie stellen feine zitronengelbe Nadeln dar. Monascin, aus *Monascus purpureus*, wurde nicht aus dem Pilz selbst, sondern aus dem Reis, auf dem der Pilz gezüchtet wurde, erhalten und ergab aus Alkohol glänzende, schwefelgelbe Blättchen ( $C_{24}H_{30}O_6$ ). Citromycetin wurde aus *Citromyces*-Arten gewonnen und lieferte aus 50% Alkohol zitronengelbe Nadeln. Die Formel dürfte  $C_{14}H_{10}O_7$  lauten. Der Farbstoff entsteht in den Kulturen des *Citromyces*. Citrinin kommt in *Penicillium citrinum* vor und ergibt aus Alkohol goldgelbe, prismatische Nadeln ( $C_{13}H_{14}O_5$ ).

c) **Braune Farbstoffe.** Polyporsäure  $C_{18}H_{12}O_4$ , aus *Polyporus nidulans* gewonnen, ergibt aus Aceton rhombische Blättchen. Atronentin  $C_{18}H_{12}O$  (aus *Paxillus atrotomentosus*) bildet aus Eisessig metallisch glänzende Blättchen von bronze- bis schokoladenbrauner Farbe. Thelephorsäure kommt in *Thelephora palmata* usw. vor und kristallisiert aus Pyridin in flachen, linearen Prismen, die stark dichroitisch sind; Formel  $C_{20}H_{12}O_9$ . Gemmatein  $C_{17}H_{12}O_7$  kommt in *Lycoperdon gemmatum* vor und ergibt aus Alkohol dunkelbraune Nadeln.

d) **Grüne Farbstoffe.** Xylindein  $C_{34}H_{26}O_{11}$ , aus *Chlorosplenium aeruginosum* ursacht die Grünfärbung des „grünfaulen Holzes“. Es kristallisiert aus Phenol in schönen rhombischen Blättchen von violetter Oberfläche. Aus grünfaulem Holze wurde noch ein Farbstoff gewonnen, der in Chloroform löslich ist, die Xylochlorinsäure. Leotia-grün aus *Leotia lubrica* ergibt aus 90% Alkohol grüne Kristalle.

e) **blaue Farbstoffe.** Beim Anbrechen von verschiedenen *Boletus*-Arten färbt sich die Pilzsubstanz (das Fleisch) blau. Die Färbung beruht auf dem schon genannten Boletol, das ein kristallisierbarer, phenolartiger, rot-orangefarbener, in Alkohol, Fetten, Wasser und Äther löslicher Körper ist. Er wird unter dem Einfluß der Laccase zu Boletochinon oxydiert, das die im Pilzfruchtkörper enthaltenen Metallionen von Kalzium, Magnesium und Kalium unter Bildung tiefblauer Salze bindet. Die Blaufäule von *Pinus* wird durch den Pilz *Dendroctonus ponderosae* hervorgerufen. Es ist aber unsicher (nach Münch), ob die blaue Farbe des Holzes auf einem vorhandenen Farbstoff beruht oder ob es sich um einen optischen Effekt handelt (vgl. E. Ulbrich, Über einige *Ophiostoma*-Arten und die Blaufäule der Nadelhölzer, in Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem XV, 1941, 303—311). Bulgarocerulein, aus *Bulgaria inquinans*, ergibt aus Chloroform beim Ausschütteln mit Wasser einen amorphen grünen Farbstoff, der sich in Methanol mit schöner blauer Farbe löst.

f) **Violette Farbstoffe.** Koproporphyrin  $C_{35}H_{35}O_8N_4$  wurde in Hefen nachgewiesen und ergibt vereistert aus Methanol prächtige violette Kristallnadeln. Ein schöner violetter Farbstoff wurde ebenfalls aus *Lactarius deliciosus* gewonnen.

Neben den genannten Farbstoffen gibt es bei den Pilzen noch eine große Anzahl Farbstoffe, die zum größten Teil in ihrer Natur noch unbekannt sind. Die Zahl der bei den Pilzen gefundenen Stoffe ist ungeheuer und es muß auf eine auch nur einigermaßen erschöpfende Aufzählung verzichtet werden. Um aber einen schwachen Begriff von der Zusammensetzung eines Pilzes zu geben, sei ein relativ gut bekannter Pilz, *Amanita muscaria*, genannt (Zellner 1907), wobei aber zu berücksichtigen ist, daß auch die bei diesem Pilz aufgeführten Stoffe längst nicht sämtliche sind, die bei dem Pilz bisher gefunden wurden. Er setzt sich aus folgenden Stoffen zusammen:

Wasser, etwa 87—90%.	
Fettsäuren: Propion-Öl-Palmitinsäure	
Fette, Glyceride der Buttersäure, Öl-Palmitinsäure	0,9%.
Lezithin 0,067%.	
Cholin, Muscarin (0,016), Pilzatropin, Trimethylamin.	
Ergosterin (2 Körper ?) 0,02—0,03%.	
Fumarsäure, Äpfelsäure (?), Leucin.	
Mannit (0,7), Traubenzucker (0,27), Mykose (0,5).	
Viskosin, Mycetid, ein dextrinartiger Körper, Fungin.	
Amorphe N-haltige Körper unbekannter Natur.	

Xanthein.

Peptonartige Körper, Toxin, Eiweißkörper.

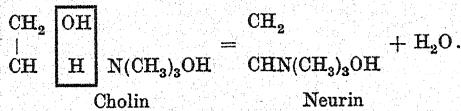
Gelber Farbstoff, Gerbsäure (?), Amanitol, ätherisches Öl,

Fettspaltendes Ferment, proteolytisches, invertierendes, mannitbildendes (?).

Mineralbestandteile (10%). Phosphorsaure Tonerde, phosphorsaurer Kalk, äpfelsaures Kalzium.

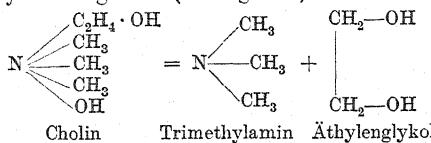
**Pilzgifte<sup>1)</sup>.** Die Zahl der giftigen Pilze ist, gesehen an der Zahl der nicht giftigen, nicht groß. Man kann die Zahl der sicher als giftig erkannten oder in hohem Grade verdächtigen *Basidiomycetes*, und zwar *Agaricaceae*, *Gastromycetes*, *Polyporaceae*, *Thelephoraceae* usw., mit etwa 12—15% annehmen, wenn man die häufigsten Pilze als Basis annimmt, etwa in dem Umfange, wie sie in den Volks-Pilzbüchern aufgezählt werden (z. B. Michael-Schulz). Nur einige wenige Gattungen weisen mehrere giftige Vertreter auf. Die Vergiftungen, die alljährlich Todesopfer fordern, beruhen oft auf Verwechslungen von Champignons (*Psalliota-Arten*) mit den Knollenblätterpilzen, hauptsächlich *Amanita phalloides*. Beide Pilze lassen sich aber leicht unterscheiden: die Lamellen der Knollenblätterpilze sind und bleiben weiß, da die *Amanita*-Arten weiße Sporen haben, während die der Champignons sich bald über rosa nach schokoladenbraun verfärbten, wenn die Sporenbildung einsetzt (diese Sporen sind braun). Auch ist für den Knollenblätterpilz die an der knolligen Basis des Stielkes vorhandene Hülle (Volva) charakteristisch. Häufiger werden die eßbaren grünen Täublinge, besonders *Russula aeruginea* Lindb., mit dem grünen Knollenblätterpilz verwechselt, da auch sie weiße Lamellen besitzen, die aber später gelblich werden. Täublinge haben aber niemals eine „Manschette“ (Velum partiale) und niemals eine Stielknolle, die in einer Hauttasche (Volva, Velum universale) steckt. Sehr unberechenbar ist die Frühlingslorchel (*Gyromitra esculenta*) hinsichtlich ihrer Giftigkeit. Während sie von vielen Menschen ohne weiteres vertragen wird, ruft sie bei anderen Vergiftungen hervor, die nicht selten zum Tode führen. Die Giftigkeit beruht auf dem Vorhandensein der flüchtigen *Helvellassäure*. Ein Erkennungsmerkmal für giftige Pilze gibt es nicht. Alle diesbezüglichen Angaben, wie das Schwarzverfärben silberner Löffel usw., gehören in das Gebiet des Aberglaubens. Es gibt nur ein Mittel, sich vor Pilzvergiftungen zu schützen, nämlich nur solche Pilze zu genießen, von denen man einwandfrei weiß, daß sie nicht giftig sind, und die man zweifellos richtig erkennt. Auch verwendet man nur jugendliche, madenfreie, nicht faulige, frische Pilze und hüte sich, Pilze zu essen, die schon eingetrocknet und durch Regen wieder aufgeweicht sind. Wenn die gesammelten Pilze nicht sofort zubereitet werden können, breite man sie aus und lagere sie trocken und kühl bis zum nächsten Tage, lasse sie aber nicht in den gefüllten Sammelbehältern, weil sie sich sonst erhitzten, „schwitzen“ und verderben. Bei der Frühlingslorchel empfiehlt es sich, das Kochwasser abzugeßen. Wer man giftige Früchte der höheren Pflanzen als giftig kennen muß, wenn man sich vor Vergiftungen schützen will, so muß man auch die giftigen von den eßbaren Pilzen einwandfrei unterscheiden können. Von Pilzgiften seien im folgenden die wichtigsten aufgeführt.

Cholin (Synonyme: Amanitin, Bilineurin, Bursin, Fagin, Gossypin, Luridin, Sinkalin, Vesalthamin, Vidin). Cholin ist eine Base, die wohl bei den Pilzen nie primär vorhanden ist, sondern ein Spaltprodukt der Lezithine darstellt. Es hat die Formel  $C_5H_{15}O_2N$  (Trimethyl- $\beta$ -oxy-äthylammoniumhydroxyd). Die freie Base ist in reinem Zustand sirupartig, hygroskopisch und reagiert stark alkalisch. Sie löst sich leicht in Wasser und Alkohol in jedem Verhältnis, ist unlöslich in Äther und Benzol. Bei Fäulnis oder Kochen mit Barytwasser entsteht aus der Base das giftige Neurin:



<sup>1)</sup> Mit einigen Zusätzen von E. Ulbrich.

Das Neurin wird besonders als Leichengift gefunden. Mit konzentrierter Kalilauge gibt Cholin Trimethylaminngeruch (Heringsslake):



In Schnitten durch cholinhaltige Pilze gelingt es leicht, die charakteristischen Kristalle nachzuweisen. So erhält man beim Eintragen eines Schnittes in Sublimatreagens die charakteristischen Kristalle des Cholinquecksilberchlorids. Mit Jodkaliumlösung erhält man braunschwarze feine Kristallchen. Die Wirkung des Cholins ist ähnlich jener des Muscarins (s. dies). Von den vielen cholinhaltigen Pilzen seien einige angeführt: *Claviceps purpurea*, Bierhefe (eine bestimmte), *Gyromitra esculenta*, *Aspergillus niger*, *Boletus luridus*, *Boletus edulis*, *Russula emetica*, *Psalliota campestris*, *Amanita muscaria*, *Lactarius rufus*, *Cantharellus cibarius* und viele andere. Auffallend ist, daß Cholin bei vielen Speisepilzen, und zwar bei den besten (Steinpilz, Champignon, Pfifferling) vorkommt, so daß die Vermutung auftauchen muß, daß das Cholin als solches die Vergiftungen nicht hervorrufen kann, sondern vielmehr das aus ihm entstehende giftige Neurin (siehe oben). So würden sich auch die Vergiftungen beim Genusse alter Steinpilze erklären lassen, die wiederholt beobachtet wurden.

Muscarin ( $\text{C}_8\text{H}_{19}\text{NO}_3$ ; früher  $\text{C}_5\text{H}_{15}\text{NO}_3$ ). Diese giftige Ammoniumbase wird durch die meisten Alkaloidfällungsmittel aus den Lösungen ausgefällt. Sie kommt unter anderem vor bei *Boletus luridus*, *Russula emetica*, *Inocybe rimosa*, *I. fastigata*, *Amanita phalloides*, *Am. pantherina*, *Am. muscaria*, und bei anderen *Inocybe*-Arten, die zum Teil zu den giftigsten Pilzen überhaupt gehören. 100 g Fliegenpilz (*Amanita muscaria*) enthalten etwa 0,016 g Muscarin. Eine wässrige Lösung von Muscarinchlorid färbt eine fuchsinschwarze Säure stark blaustrichig-rot. Beim Schütteln mit Silberoxyd tritt Trimethylaminngeruch auf. Es fällt Kupfer und Eisen aus ihren Lösungen als Hydroxyde aus. Die physiologischen Wirkungen sind: Herabsetzung des Blutdruckes und der Pulsfrequenz; dann steigt beim Menschen der Blutdruck wieder an, der Puls wird beschleunigt und die Pupillen werden verengt. Es tritt Speichel- und Tränenfluß auf, die Gallensekretion wird erhöht, die Harnabscheidung verringert. Eine Dosis von 0,5 g töötet einen Menschen. Atropin hebt die Vergiftung auf. Außerdem in den genannten Pilzen findet sich Muscarin auch als Potoman (Leichengift). Muscarin entsteht aus Cholin unter Einwirkung von Salpetersäure ( $\text{HNO}_3$ ) durch Oxydation, wobei die sehr giftigen und zerfließlichen Kristalle entstehen.

Mutterkornalkaloide. Im Mutterkorn, dem Sklerotium von *Claviceps purpurea* auf Roggen usw., sind eine Reihe von Basen und anderen Verbindungen vorhanden. Sie spielen z. T. in der Medizin eine große Rolle. Spezifische Mutterkornbasen sind:

Ergothionin ( $\text{C}_9\text{H}_{15}\text{O}_2\text{N}_3\text{S}$ ).

Ergotamin ( $\text{C}_{33}\text{H}_{35}\text{O}_5\text{N}_5$ ) ist physiologisch stark wirksam;

Ergotaminin ( $\text{C}_{33}\text{H}_{35}\text{O}_5\text{N}_5$ ) ist schwächer wirksam;

Ergotoxin ( $\text{C}_{33}\text{H}_{41}\text{O}_6\text{N}_5$ ) ist wirksam;

Ergotinin ( $\text{C}_{35}\text{H}_{39}\text{O}_5\text{N}_5$ ) ist unwirksam.

Je nach dem Alter und den äußeren Umständen kommen im Mutterkorn noch eine Reihe von Eiweißspaltprodukten vor, so z. B. Thyramin, Histamin, Cholin, Betain usw. Verschiedene Herkünfte verhalten sich hinsichtlich der Stoffe, die sie enthalten, verschieden.

Unvollständig bekannte Pilzgifte. Aus *Amanita pantherina* wurde eine Base festgestellt, die dem Muscarin in der Wirkung recht ähnlich ist, vielleicht auch damit identisch sein dürfte. Aus *Amanita phalloides* wurde neben einem Hämolysin (das das nicht-giftige Prinzip darstellt) ein Amanitatoxin gefunden, das nach der Entfernung des Lysins mit Bleiacetat zurückbleibt und stark giftig ist. Es töötet in 0,0004 g Meerschweinchen und Kaninchen. Es ist deutlich hitzeresistent und ruft schwere Erkrankungen hervor, die in 70% der Fälle zum Tode führen. Die Symptome sind: Erbrechen, Durchfall, häufig Gelbsucht; Herz, Nieren und Muskeln entarten fettig und es treten

in diesen Organen Blutungen auf. In *Russula emetica* ist neben Cholin wahrscheinlich Muscarin und Pilztropin vorhanden. Letzteres bewirkt Pupillenerweiterung. *Russula emetica* (Schaeff.) Pers. (Speiteufel) wird in slavischen Ländern gegessen, doch werden die noch schärfer schmeckenden Täublinge (*Russula sardonia* Romell u. a.) gemieden. Auch der Fliegenpilz (*Amanita muscaria* (L.) Fries) wird in Sibirien gegessen, aber nicht als Gemüse, sondern als Berauschungsmittel („Berserkerwut“).

**Fermente.** Zahlreich sind die Fermente, die bei den Pilzen nachgewiesen wurden. Sie dienen den Pilzen zum Aufbereiten der organischen Nahrung, zum Abbau komplizierter Verbindungen in einfachere und auch zum Eindringen in Pflanzenzellen. Lipasen sind bei den Pilzen weit verbreitet, so bei den *Mucoraceae*, *Aspergillaceae*, *Hypocreaceae*, *Saccharomycetes* und *Basidiomycetes* (*Hydnus repandum*, *Boletus elegans*, *Lactarius vellereus* usw.). Lipase spaltet Fette und Öle. Maltase kommt bei *Zygomycetes*, *Ascomycetes* und *Basidiomycetes* vor (*Mucor Rouxii*, *Aspergillus Oryzae*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Psalliota campestris* u. a.). Es spaltet Maltose usw. Die Hefen und die Malzmaltase sind voneinander verschieden. Trehalase spaltet Trehalose in zwei Glukosen. Sie ist bei den Pilzen weit verbreitet (*Mucor Rouxii*, *Aspergillus niger*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Boletus edulis*, *Psalliota campestris*, *Amanita muscaria*, *Lactarius*-Arten). Tannase (bei *Aspergillus niger*) spaltet wasserlösliche Ester der Phenolkarbonsäuren (Gerbstoffe). Phosphatasen spalten organische Phosphorsäureester in Zucker und Phosphorsäure; sie kommen in Hefen vor. Phosphatasen synthetisieren dagegen Phosphorsäureester und kommen ebenfalls in Hefen vor. Sulfatase (bei *Aspergillus Oryzae*) spaltet aus Schwefelsäureester neben Kaliumbisulfat Phenole ab. Saccharase (= Invertase), besonders in Hefen, spaltet Rohrzucker in Glukose und Fruktose. Emulsin (*Mucor Rouxii*, *Penicillium glaucum*, *Aspergillus niger*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Claviceps purpurea*, *Polyporus sulfureus*, *Fomes fomentarius*, *Trametes gibbosa*, *Phallus impudicus* usw.) spaltet Amygdalin in Glukose, Benzaldehyd und Blausäure. Lactase (*Mucor javanicus*, *Penicillium glaucum*, *Aspergillus Oryzae*, *Saccharomyces acidi-lactis*, *Oidium lactis*) spaltet Lactose in Glukose und Galactose. Amylase, in zahlreichen Pilzen (*Mucor Mucedo*, *Rhizopus tonkinensis* und *javanicus* [sogenannte Amylomyces  $\beta$  und  $\gamma$  der Gärungstechnik], *Claviceps purpurea*, *Aspergillus*-Arten, Hefen, *Basidiomycetes*), spaltet Stärke über Dextrin in Maltose.  $\alpha$ -Amylase verflüssigt Zucker,  $\beta$ -Amylase bildet Zucker. Hemicellulasen (Cytasen) bauen Hemizellulosen (Mannan, Galactan, Galacto-Araban usw.) zu Biosen und Monoseren ab (Mannose, Galactose usw.). Sie kommen bei *Zygomycetes*, *Asco-* und *Basidiomycetes* vor. Cellulasen (*Penicillium luteum*, *Aspergillus nidulans*, *Chlorosplenium aeruginosum*, *Merulius lacrymans*, viele holzbewohnende *Basidiomycetes*) spalten Zellulose in Zellobose und Glukose (?). Pectinase spaltet Pektine in Arabinose, Galactose usw. und kommt in vielen Pilzen vor (*Mucor piriformis*, *Aspergillus*-Arten u. a.). Urease (*Aspergillus niger*, *Penicillium „crustaceum“*, *Claviceps purpurea*, *Boletus edulis*) spaltet Harnstoff in Ammoniak und Kohlensäure. Nuclease (*Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*, *Boletus edulis*, *B. elegans*, *Amanita muscaria*) baut Nukleinsäure zu Purinen und Pyrimidinen ab. Peptidase (*Mucor Mucedo*, *Aspergillus*-Arten, in Hefen, *Psalliota campestris*) spaltet Di- und Polypeptide auf. Pepsinase (*Aspergillus Oryzae*) spaltet Proteine in Peptone. Tryptase (*Ustilago*-Arten, *Gibberella Saubinetii*, *Aspergillus*- und *Penicillium*-Arten, Hefen, viele *Agaricaceae*) spaltet Proteine auf. Oxydasen kommen bei einer sehr großen Zahl von Pilzen vor. Sie aktivieren den Wasserstoff (enzymatisch?). Tyrosinase bei vielen *Agaricaceae*, oxydiert Tyrosin zu sogenannten Melaninen. Auf der Oxydation des Tyrosins beruht z. B. das Schwarzverfärben des Fruchtkörperfleisches bei *Russula nigricans*. Katalase (*Rhizopus nigricans*, *Aspergillus Wentii*, *Asp. niger*, Bierhefe, *Psalliota campestris* u. a.) spaltet Wasserstoffsuperoxyd in molaren Sauerstoff und Wasser.

### Der Zellkern.

Die Zellen der Pilze enthalten ein bis mehrere oder viele Kerne, wobei sich die einzelnen Arten und Gattungen verschieden verhalten. Die Kerne sind in allen gut untersuchten Fällen ebenso wie die der höheren Pflanzen gebaut. Sie enthalten Chromatin,

Kernsaft und einen oder einige Nukleolen. Besonders bei der Teilung sind in den Kernen noch mit Kernfarbstoffen stark färbbare Körperchen vorhanden, die als Chromodien bezeichnet werden, mit den Chromosomen aber nichts zu tun haben. Ihre Natur und Funktion ist unbekannt. Das Chromatin ist entweder als körnige oder netzartige Substanz in den Ruhekernen vorhanden und in vielen Fällen mit den Kernfarbstoffen in den Ruhekernen nicht nachzuweisen, so daß der Kern leer erscheint. Dies hat zu der irrtümlichen Auffassung geführt, daß in solchen Fällen das Chromatin in den Nukleolen oder in dem einen Nukleolus, der oft sehr groß sein kann, vorhanden sei, aus dem es sich bei der Kernteilung herausdifferenzieren sollte. Solche Nukleolen bezeichnete man demnach als Karyosome und die Kerne hießen Karyosomkerne. Heute ist kein einwandfreier Fall mehr bekannt, bei dem Karyosomkerne vorliegen sollten.

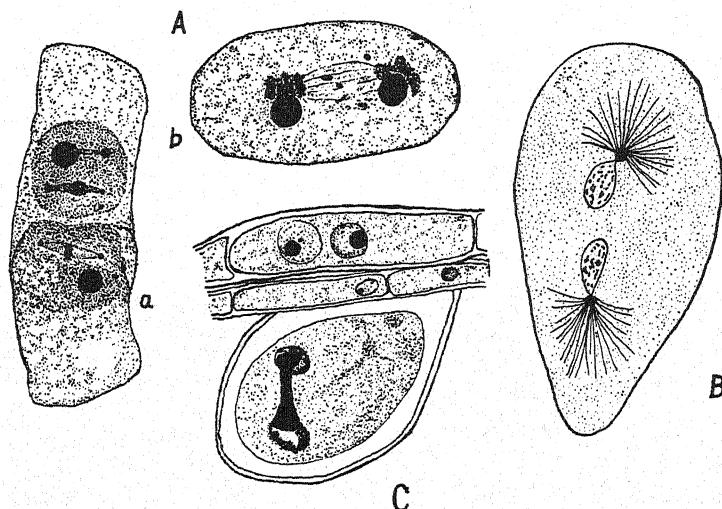


Fig. 5. A Kernteilung bei *Tuber aestivum* Fr. a Intranukleäre Kernspindeln; b extranukleäre Kernspindeln; beide Fig. Asc. B Ascus von *Erysiphe Martii* Lév. Zwei Kerne mit Centriolen und Strahlensonne. C Ascus von *Tuber aestivum* Fr. Nach der Kernteilung wird der Nukleolus hantelförmig durchgeschnürt. (a und C aus Greis 1939; B Original.)

Das Chromatin ist vielmehr stets im Kernraum vorhanden, was durch Nuklealfärbung nachgewiesen werden kann (auch bei leer erscheinenden Kernen).

Bei der Kernteilung differenziert sich das Chromatin schärfer heraus und es erscheinen die Prophasechromosomen, die zunächst sehr lang und vielfach gewunden erscheinen. Sie verkürzen sich nunmehr und ordnen sich in die Äquatorzone ein. Die Kernspindelbildung erfolgt intranuklear oder extranuklear, was bei den einzelnen Arten verschieden sein kann. Bei manchen Individuen kommen beide Fälle nebeneinander vor (Fig. 5 A). In der Anaphase werden die Chromosomenspalthalften der Metaphase zu gleichen Zahlen nach den beiden Spindelpolen auseinandergezogen. An den Spindelpolen ist in den meisten Fällen ein kleines Körnchen, das Centrosom, oder eine helle Zone, die Centriole, oder auch eine Strahlensonne, die Centrosphaere, sichtbar (Fig. 5 B). In der Telophase werden die Chromosomen wieder undeutlich und von einer Plasmabportion umgeben, die sich mit dem Kern gegen das übrige Plasma abgrenzt, wodurch ein neuer Kern entsteht. Der Nukleolus wird bei der Kernteilung in der Prophase entweder aufgelöst und bildet sich in den jungen Kernen neu, oder er wird bei der Anaphase hantelförmig durchgeschnürt und je zur Hälfte auf die beiden Tochterkerne verteilt (Fig. 5 C). In manchen Fällen wurde auch Ausschüttung der Nukleolen oder von Teilen derselben ins Plasma beobachtet.

Bei der Zygogenbildung verschmelzen ein männlicher und ein weiblicher Kern zum Synkaryon oder Zygogenkern. Die beiden verschmelzenden Kerne legen sich

aneinander, an der Berührungsstelle lösen sich ihre Wände auf und die beiden Kerninhalte treten zusammen. In manchen Fällen werden bei der Kernverschmelzung (Karyogamie) Chromatinfäden sichtbar. Die Nukleolen verschmelzen entweder ebenfalls oder sie bleiben getrennt.

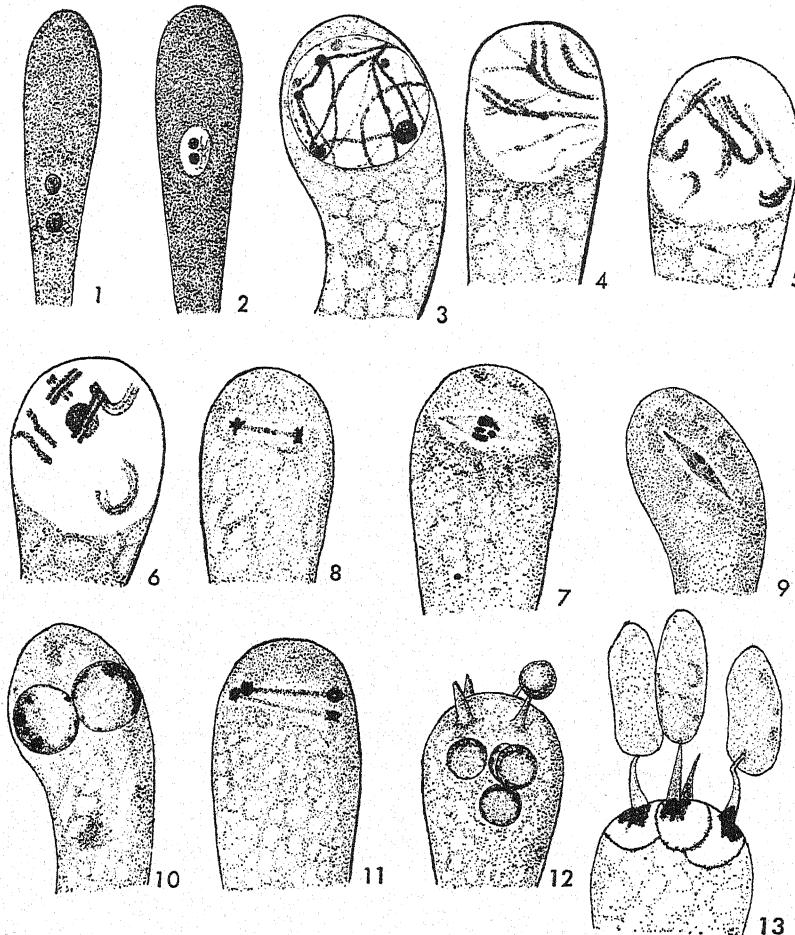


Fig. 6. Reduktionsteilung in der Basidie von *Lepiota acutesquamosa* Weinm. 1—2 Kernverschmelzung; 3—9 Reduktionsteilung; 10 Interkinese; 11 homoiotypische Teilung; 12 Sterigmenbildung; 13 das Chromatin der sekundären Basidienkerne beginnt in die Sterigmen einzuwandern, die Kernwände als Blasen sichtbar. (Nach Greis 1937.)

Die Meiosis (oder Reduktionsteilung) erfolgt entweder bei der Zygotenkeimung oder bei der Sporenbildung (Fig. 6). Auch hier finden wir die gleichen Teilungsfiguren wie bei den Kernen der höheren Pflanzen. Viele widersprechende Befunde sind auf die Kleinheit der Pilzkerne oder auf mangelhafte Technik zurückzuführen. In der Prophase der Meiosis sind die sogenannten Leptotänenfäden zu sehen (Fig. 6, 3). Im frühen Leptotänstadium sind die Chromosomenfäden regellos über den ganzen Kernraum verteilt. Im späten Leptotän stadium ordnen sich die Fäden vielfach zu einem deutlichen Bukettstadium (Fig. 6, 4), im ausgehenden Leptotän paarweise (Amphitän stadium; Fig. 6, 5). Nunmehr schlingen sich die paarweise angeordneten Chromatinfäden umeinander

(Konjugation). Inzwischen löst sich die Kernwand auf und der Nukleolus beginnt zu verschwinden. Die bisher langen und dünnen Chromatinfäden verkürzen sich und nehmen an Dicke zu. Sie sind nunmehr zu typischen Chromosomen geworden (sogenanntes Pachytän stadium), die paarweise angeordneten Chromosomen heißen Gemini. Während der Verkürzung ordnen sich die Gemini allmählich an der Kernperipherie an, womit das Diakinese stadium erreicht wird (Fig. 6, 6). Die homologen (je ein väterliches und ein mütterliches) Chromosomen liegen noch paarweise zusammen und es läßt sich in vielen Fällen bereits ein Längsspalt in jedem einzelnen Chromosom erkennen, doch kann dieser auch erst in der Metaphase sichtbar werden. Am Ende der Diakinese wird die Kernspindel sichtbar und die Gemini ordnen sich in die Metaphase ein (Fig. 6, 7). In der Anaphase (Fig. 6, 9) werden die väterlichen und mütterlichen ganzen Chromosomen getrennt, ohne daß die einzelnen Chromosomen wie bei der

normalen Mitose längsgespalten werden, bzw. die längsgespaltenen Chromosomen gehälftet werden (Reduktionsteilung). Die getrennten ganzen Chromosomen, die vielfach schon einen Längsspalt erkennen lassen, ordnen sich an den Spindelpolen an und beginnen undeutlich zu werden (Fig. 6, 8). Um die Chromatinmasse bildet sich eine Kernwand und die Nukleolen werden sichtbar. In der nun folgenden Kernteilungspause, der Interkinese, sind die Chromosomen oft nicht völlig zurückgebildet, wie dies bei den Ruhekernen der Fall ist, sondern als stark färbbare Körnchen oder Fäden sichtbar (Fig. 6, 10). Nach einer nicht lange dauernden Interkinese erfolgt eine neue Kernteilung, die als homoiotypische Teilung bezeichnet wird, der

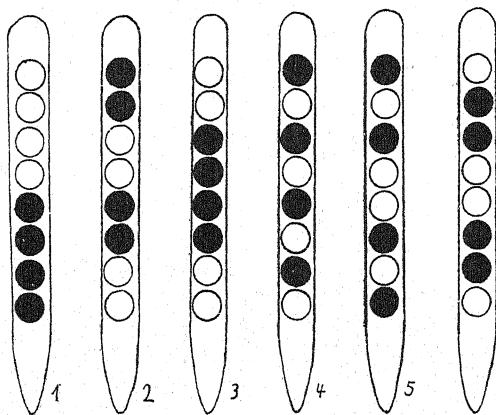


Fig. 7. Geschlechterverteilung im Ascus von *Sordaria fimicola* Rob. (diözische Rasse). 1 Reduktion im ersten, 2 und 3 im zweiten, 4–6 im dritten Teilungsschritt. Schwarz = weibliche Sporen, weiß = männliche Sporen. (Original.)

sogenannte zweite Teilungsschritt der Reduktionsteilung (Fig. 6, 11). Diese Kernteilung verläuft, wenn die Reduktion der Chromosomenzahl in der ersten Teilung des Zygotenkernes erfolgt ist, als normale Kernteilung, wobei die schon in der ersten Teilung vorgebildeten Chromosomspalthalften voneinander getrennt werden.

Die Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt nicht bei allen Pilzen in der ersten Teilung des Zygotenkernes, sondern vielfach erst beim zweiten, mitunter auch beim dritten Teilungsschritt. In diesen Fällen ist die erste und unter Umständen auch noch die zweite Kernteilung des Zygotenkernes eine Äquationsteilung, bei der die Spalt-hälften der Chromosomen getrennt werden, nicht aber die väterlichen und mütterlichen ganzen Chromosomen; die Trennung der homologen Chromosomen erfolgt dann erst in den aus dem Zygotenkern entstandenen Zygoten-Tochterkernen in dem zweiten, bzw. dritten Teilungsschritt. Ob die Reduktion der Chromosomenzahl im ersten, zweiten oder dritten Teilungsschritt erfolgt, ist bei diözischen Pilzen aus der Tetradenanalyse zu erfahren, das heißt bei der reihenweise erfolgenden Isolierung der Tetraden (der Sporen) und deren getrennter Aufzucht. Aus der Anordnung der Geschlechter ist dann der reduzierende Teilungsschritt zu erfahren. So läßt sich zeigen, daß z. B. bei diözischen *Sordaria fimicola*-Stämmen die beiden Geschlechter abwechselnd nebeneinander im Ascus liegen, wenn die Reduktionsteilung im 3. Teilungsschritt erfolgt, daß aber je zwei gleichgeschlechtige Sporen nebeneinander liegen, wenn die reduzierende Teilung die zweite war, und daß je vier gleiche Geschlechter nebeneinander liegen, wenn der erste Teilungsschritt die Reduktion bewirkte (Fig. 7).

Bei der Reduktionsteilung findet außer der Anlagenspaltung auch der Austausch von Genen zwischen zwei homologen Chromosomen statt. So kann bei diözischen

*Sordaria fimicola*-Stämmen (Greis 1941) beobachten, daß ein bestimmtes Strukturen des Mycels, z. B. „Struppiges Mycel“, das sonst immer dem männlichen Chromosomensatz angehört, mit einem Gen „Glattes Mycel“, das sonst im weiblichen Chromosomensatz verankert ist, ausgetauscht ist, daß also das struppige Männchen nunmehr glatt und das glatte Weibchen nunmehr struppig ist.

Die Chromosomen sind bei den meisten Pilzen sehr klein und neigen, besonders in der Metaphase, leicht zur Verklumpung, so daß die Feststellung der Chromosomenzahl (2–8) auf große Schwierigkeiten stößt. Die in der Regel als „vier“ angegebene Zahl dürfte in den meisten Fällen zu klein sein. Geschlechtschromosomen sind bei den Pilzen mit Sicherheit noch nicht nachgewiesen worden. Heterochromatin ist bei den Pilzen aber offensichtlich weit verbreitet. In den dikaryotischen Zellen der Paarkernphase (Dikaryophase) teilen sich die Kernpartner gleichzeitig (synchron).

### Das Mycel.

Die Gesamtheit der Pilzhyphen bildet das Mycel. Bei den niederen „Pilzen“, den „Archimycetes“, die vielfach noch zu den Pilzen gerechnet werden, so den *Olpidiaceae*, *Plasmodiophoraceae*, *Synchytriaceae* und *Woroninaceae*, besteht der ganze Vegetationskörper aus nackten Zellen und von einem Mycel kann nicht die Rede sein. Diese Organismen haben so viel Ähnlichkeit mit den *Myxomycetes*, daß sie kaum als Pilze aufgefaßt werden können, sondern eher als parasitische, abgeleitete *Myxomycetes*. Bei ihnen geht der ganze Vegetationskörper jedes einzelnen Individuums bei der Bildung der Fruktifikationsorgane auf. Die beweglichen Schwärmer, die Zoosporen, können unbeweglich werden, indem sie ihre Geißel(n) einziehen und sich mit einer Membran umgeben. Sie leben in den Pflanzenzellen als nackte Protoplasten und lagern vielfach dem Zellkern des Wirtes an. Die Zoosporen der beiden ersten Familien besitzen eine basale Geißel (Fig. 8, A), die der dritten eine apikale, die der vierten zwei seitlich inserierte Geißeln.

Bei den eigentlichen niederen Pilzen, den *Phycomycetes*, ist der Vegetationskörper von einer Membran umgeben. Die niederen *Phycomycetes* sind noch einzellig und besitzen einen Kern in jeder Zelle. Sie leben entweder als Saprophyten oder als Parasiten. Bei den *Rhizophidiae* sitzen die kugeligen Vegetationskörper dem Wirt außen auf und senden in die Wirtszellen ein Bündel von hyphenähnlichen Gebilden, die Rhizoiden, mittels deren sie sich festhalten und die Nahrung aus dem Wirt herausholen (s. Fig. 8 B). Bei den *Endophlycteae* lebt der membranumgebene Vegetationskörper im Innern der Wirtszelle, in die er mit einem Infektionsschlauch eindringt und durch diesen sein Plasma in die Zelle ergießt, das sich dort mit einer neuen Membran umgibt (siehe Fig. 8 C *Diplophlyctis intestina*). Bei den *Rhizidiaeae* nimmt das Rhizoidenbüschel an Mächtigkeit zu. Der birnförmige Vegetationskörper ist nicht mehr so typisch ausgeprägt wie bei den vorigen Formen. *Polyphagus Euglenae* entwickelt sehr ausgedehnte Rhizoiden, mit denen er 20 und noch mehr *Euglenae* befallen kann (Fig. 8 E). Bei diesem Pilz wandelt sich nicht mehr der gesamte Vegetationskörper zum Fruktifikationskörper um, sondern nur ein Teil. Er steht somit an der Grenze zwischen den niederen und höheren *Phycomycetes*. Bei den *Cladocytriaceae* endlich wird bereits ein dünnes, leicht vergängliches Mycel ausgebildet, das häufig Anschwellungen, sogenannte Sammelzellen aufweist, die sich in Sporangien umwandeln. So erhält bei *Nowakowskia* (Fig. 8 F) das extra- oder intramatikal lebende Mycel eine beträchtliche Ausdehnung und die Hyphenwände sind schon kräftig ausgebildet, das Mycel ist stark verzweigt, durch Anastomosen sind die einzelnen Hyphen miteinander verbunden.

Die *Oomycetes* besitzen im Gegensatz zu den *Chytridiales* ein mehrkerniges, gut entwickeltes Mycel, das wie bei den anderen höheren Pilzen typisch ausgebildet ist. Bei den *Blastocladiaceae* ist das Mycel noch mit Rhizoiden ausgestattet, die aber gegenüber dem Mycel an Umfang weit zurücktreten. Bei den *Saprolegniaceae* erreicht das Mycel eine beträchtliche Ausdehnung und bei den *Peronosporaceae* bildet es die Hauptmasse des Vegetationskörpers. Vor der Bildung der Fruktifikationsorgane tritt bei den höheren

*Phycomyces* eine Querwand unterhalb des künftigen Sporangiums usw. auf. Bei den *Zygomycetes* treten die Querwände immer mehr in den Vordergrund und bei gewissen Bedingungen fragmentiert sich das Mycel in einzelne Zellen, die zu Propagationsorganen

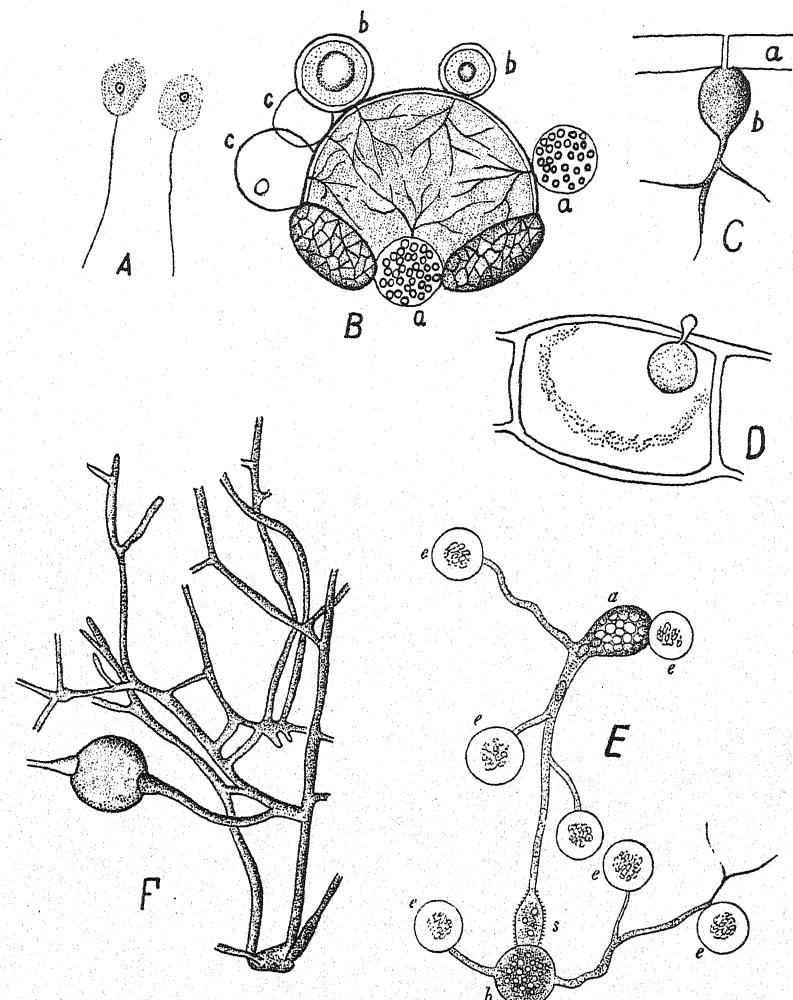


Fig. 8. A *Opidium Viciae* Kus., zwei Zoosporen. B *Rhizopodium pollinis* A. Br.; a volle Zoosporangien, b Dauerzellen, c leere Zoosporangien. C *Diptophytes intestinalis* (Schenk) Schröt.; a Wirtsmembran, b Vegetationskörper im Zellinnern. D *Pseudopliopeltis Schenkiana* (Zopf) v. Mind. Junger Vegetationskörper in der Wirtszelle, außen leere Zoosporenhülle. E *Polyphagus Euglenae* Nowak., Kopulation zwischen einem männlichen und einem weiblichen Individuum (a und b), die mit Haustorien sich in Euglenen festgesetzt haben (e), s junge Zygote. F *Novakowskia ramosa* Buttl. Mycel mit Sammelzelle und Anastomosenbildungen. (A Original; B, C, D nach Zopf; E nach Nowakowski; F nach Buttler.)

werden. Bei den *Asco-*, *Basidiomycetes* und *Fungi imperfecti* entwickelt sich das Mycel oft zu ungeheurer Mächtigkeit, besonders bei den bodenbewohnenden *Agaricaceae*, wo es bis zu mehreren Metern im Durchmesser erreichen kann und wo auf ihm dann später in sogenannten „Hexenringen“ die Fruchtkörper entstehen (Fig. 9). Bei den *Saccharo-*

*mycetes* ist das Mycel wieder stark reduziert, erscheint wieder einzellig und vermehrt sich durch Sproßbildung (s. Fig. 1).

Ein echtes **Parenchym**, wie wir es bei den höheren Pflanzen vorfinden, ist bei den Pilzen selten. Es charakterisiert sich dadurch, daß das ganze Gewebe, z. B. eines Fruchtkörpers, aus einer Zelle hervorgeht, die sich nach den drei Dimensionen teilt, durch Längs-, Querwände und durch senkrecht auf den beiden Ebenen stehende Wände. Das echte Parenchym finden wir z. B. bei *Pleospora* vor, wo das ganze Gewebe des stromatischen Fruchtkörpers (*Pseudoperithecium*) aus einer einzigen Zelle unter dreidimensionaler Zellteilung hervorgeht. Bei *Lasiosbotrys* entstehen zumindest die Ascokarpien in der gleichen Weise, wenn nicht vielleicht auch das Stroma.

Bei den meisten Pilzgeweben finden sich parenchymartige Gewebeverbände, die aber in Wirklichkeit nur **Pseudoparenchyme**, auch **Paraplectenchyme** genannt, darstellen, und zu den **Plectenchymen** zu rechnen sind. **Plectenchyme** sind die eigentlichen Pilzgewebe und bestehen aus mehr oder minder dicht verflochtenen Hyphenverbänden. Die Gewebe gehen dabei nie von einer einzigen Zelle aus, sondern entstehen durch Verflechtung vieler selbständig wachsender Hyphen. Stets ist bei den Plectenchymen die Hyphenatur nachzuweisen. Die Hyphen wachsen nur nach einer Seite hin, nämlich in der Längsrichtung, und weisen nur Quer-, aber keine Längswände, oder senkrecht dazu verlaufende Wände auf. Ist der Hyphenverband so locker, daß die Zusammensetzung des betreffenden Gewebes aus Hyphen leicht erkannt werden kann, so nennt man ein solches Plectenchym ein **Prosoplectenchym** oder **Prosenchym**, ist der Hyphenverband dagegen sehr dicht, so daß ein Parenchym vorgetäuscht wird, so bezeichnet man ihn als ein **Paraplectenchym** oder **Pseudoparenchym**. Das Prosenchym und Pseudoparenchym sind die eigentlichen Gewebebestandteile der Pilzfruchtkörper und Mycelstränge. Ein Längsschnitt durch einen Sphaeriaceenfruchtkörper (*Perithecium*) zeigt außen eine mehr oder minder mächtige Rindenschicht, die pseudoparenchymatisch ist und aus würzelförmigen Zellen aufgebaut erscheint. Darunter folgen mehrere Zellagen, die wesentlichockerer verflochten sind und prosenchymatisch erscheinen (vgl. Fig. 135 C). Auch das vor der Ascusbildung vorhandene Grundgewebe des Peritheciums, das beim Auftreten der Ascogone und der ascogenen Hyphen durch Autolyse oder sonstwie verschwindet, ist entweder leicht pseudoparenchymatisch oder prosenchymatisch, je nach der allgemeinen Beschaffenheit des Peritheciums. Ähnlichen Bau lassen die Apothecien der *Discomycetes*, besonders an ihren basalen Regionen, erkennen. Die Fruchtkörper der *Basidiomycetes* bestehen ebenfalls aus diesen beiden Geweben, wobei bei manchen Gattungen oder Arten bald das Pseudoparenchym, bald das Prosenchym überwiegt. So besteht beispielsweise der Stiel und das Hutgrundgewebe von *Lepiota acutesquamosa* aus einem ziemlich dichten Prosenchym, das Hutrindengewebe aus einem sehr lockeren Prosenchym, das nach außen hin sich radial streckt, um dann in das dichte Pseudoparenchym der den Hut bedeckenden Warzen (die dem *Velum universale* angehören) überzugehen. Sehr schön läßt sich der Wechsel zwischen den beiden Gewebearten bei dem Gastromyceten *Nidulariopsis melanocarpa* (Greis 1935) verfolgen. Der Fruchtkörper läßt fünf Hälften erkennen: außen eine Mycelialschicht, darunter eine becherartige Schicht, die nicht um den Fruchtkörperscheitel herumgreift, unter dieser eine weitere Schicht, die am Grunde vom Stiel der Sporan-



Fig. 9. *Psalliota campestris* L. Hexenringbildung.  
(Originalfoto.)

giole (Glebakugel) durchbohrt ist und innerhalb dieser Schicht die Sporangialwand (Glebawand). Die Mycelialschicht ist locker pseudoparenchymatisch, die darunter liegende Schicht dicht pseudoparenchymatisch mit verdickten Zellwänden (vgl. Fig. 173, 175). Die dritte Schicht von außen ist radial prosenchymatisch, während die Sporangialwand wieder dicht pseudoparenchymatisch ist. Bei anderen Fruchtkörpern hingegen fehlt ein Pseudoparenchym überhaupt, so bei *Tulostoma mammosum*, wo die Mycelialschicht sehr locker prosenchymatisch und die eigentliche Fruchtkörperwand dicht prosenchymatisch ist und auch das Stielgewebe ein deutliches Prosenchym darstellt, das den hyphalen Aufbau ohne weiteres erkennen lässt (Fig. 174).

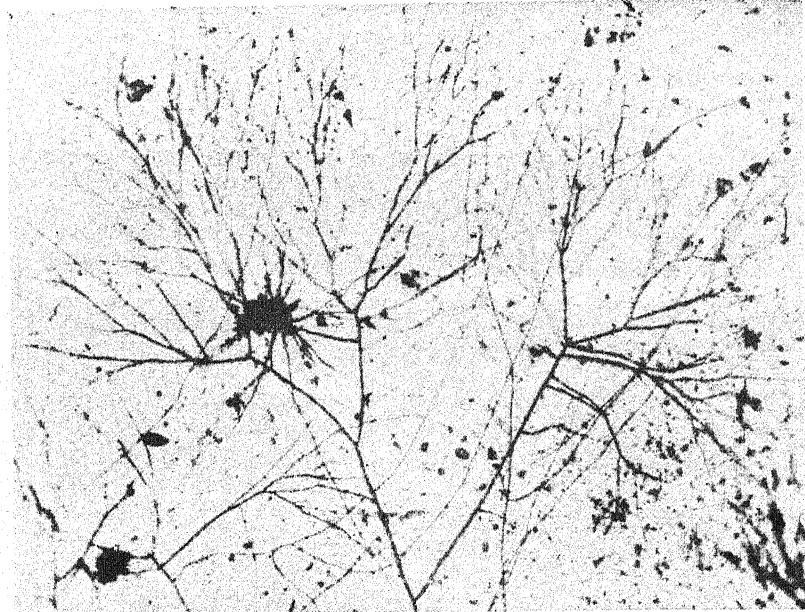


Fig. 10. *Chaetomium Kunzeanum* Zopf. Verzweigungsformen des Mycels. (Originalfoto.)

Die Hyphenstränge (Rhizomorphen) mancher Agaricaceae, z. B. *Armillaria mellea*, zeigen auf einem Längsschnitt folgenden Gewebeaufbau (vgl. Fig. 11 A): Außen zieht sich rings herum eine lockere Hyphenschicht, die nach außen haarartig aufspaltet. Darunter folgt eine pseudoparenchymatische Schicht, die nach innen allmählich in das Markgewebe übergeht, das entweder noch einen leichten pseudoparenchymatischen oder einen prosenchymatischen Aufbau zeigt.

Die von manchen Pilzen (z. B. *Penicillium crustaceum*, manchen *Typhula-* und *Coprinus*-Arten) ausgebildeten dauermycelartigen Knöllchen, die sogenannten Sklerotien, besitzen außen eine dichte Rinde, die auf jungen Stadien deutlich pseudoparenchymatisch ausgeprägt, auf älteren Stadien aber vielfach obliteriert ist. Die Rinde geht dann in ein ebenfalls pseudoparenchymatisches Gewebe von größerer Mächtigkeit (je nach der Sklerotiengröße) über, das nach innen allmählich vom prosenchymatischen Markgewebe abgelöst wird (vgl. Fig. 11 B). Bei den Basidiomycetes geht später aus dem Sklerotium der Fruchtkörper hervor; bei *Penicillium* bildet sich das Sklerotium in das Perithegium um (vgl. Fruchtkörperbildung von *Penicillium*).

Bei den Mycelsträngen wird das apikal gelegene Wachstumsgewebe vielfach als Meristem bezeichnet. Der Ausdruck ist unglücklich gewählt, weil es sich keineswegs um ein Meristem im Sinne der höheren Pflanzen handelt, da bei den Pilzen der Zuwachs der Mycelstränge nicht durch Teilung einer einzigen Zelle erfolgt, sondern durch die an der

Spitze des Stranges zusammenstoßenden Hyphenenden. Es handelt sich daher um eine Summe von apikal wachsenden Hyphen und nicht um eine gewebebildende Zelle. Ein echtes Meristem gibt es bei den Pilzen nicht, außer man bezeichnet die Initialzelle der echten Pilzparenchyme bei der Fruchtkörperbildung von *Pleospora* usw. als Meristemzelle, da hier aus einer Zelle unter dreidimensionaler Zellteilung ein größeres Gewebe hervorgeht. Doch ist zu bedenken, daß die Teilungsfähigkeit der Initialzelle später erlischt und das übrige Gewebe durch die Abkömmlinge aus dieser Zelle hervorgebracht wird.

Das Wachstum der Pilzhyphen kann ein sehr schnelles sein, wie z. B. bei *Neurospora*, *Sordaria*, *Pythium* u. a. So erhält das Mycel von *Neurospora* bei einer Temperatur von etwa 26° einen täglichen Zuwachs von etwa 6 cm und der Zuwachs läßt sich unter dem Mikroskop direkt beobachten (Greis, inedit). Bei anderen Pilzen dagegen kann das Wachstum sehr langsam verlaufen, so bei manchen *Basidiomycetes*, wo es in mehreren Tagen nur um einen oder einige Millimeter zunimmt. Am langsamsten ist das Wachstum isolierter Flechtenpilze, die oft erst in Wochen und Monaten einen Zuwachs von einigen Millimetern erreichen. Die Verzweigung der Hyphen erscheint im allgemeinen als dichotom, dürfte aber in den meisten Fällen pseudodichotom sein, da die Verzweigung bei vielen Mycelien so vor sich geht, daß hinter dem wachsenden Hyphenspitze ein Seitenzweig angelegt wird, der rasch heranwächst und dem Hauptzweig ebenbürtig wird, so daß eine dichotome Verzweigung vorgetäuscht wird. Vielfach wächst der Hauptzweig plötzlich nicht mehr weiter und es kommt unmittelbar hinter seiner Spitze zu einer lebhaften Zweigbildung, ähnlich einem *Dichasium* (Fig. 10). Die so gebildeten Seitenzweige verzweigen sich dann wieder normal monopodial. Sympodiale Verzweigung kommt bei Konidienträgern häufig vor.

Hinsichtlich des zytologischen und morphologischen Geschehens im Mycel lassen sich drei Gruppen unterscheiden. Das primäre Mycel kennzeichnet sich durch die Kernanordnung in den Zellen. Die Kerne (bei mehrkernigen Zellen) sind stets einzeln gelagert und nie zu Paaren angeordnet, außer unmittelbar nach einer Kernteilung. Das primäre Mycel läßt keine Differenzierung in Haupt- und Nebenhyphen erkennen und wächst als watteartiges Gebilde in oder auf der Unterlage. Die Kerne des primären Mycels gehören stets der Haplophase an. Das Mycel der *Phyco-* und *Ascomycetes* besteht in dem überwiegenden Teil aus primärem Mycel und die Fruchtkörper der *Ascomycetes* werden ebenfalls vom haploiden primären Mycel gebildet. Das sekundäre Mycel unterscheidet sich vom primären durch die paarige Anordnung der Kerne und beginnt mit dem Augenblick der durch einen Befruchtungsvorgang eingeleiteten Paarkernbildung. Bei den *Basidiomycetes* zeichnet es sich bei vielen Arten durch das Vorhandensein der Schnallen aus (siehe diese). Ferner sind die Hyphen in Haupt- und Nebenhyphen geschieden. Zur Dikaryophase gehören auch die ascogenen Hyphen der *Ascomycetes*, die aber nur eine geringe Ausdehnung besitzen, in einigen Fällen aber zu größerer Mächtigkeit heranwachsen. Die ascogenen Hyphen liefern die Asc. Bei den *Basidiomycetes* bildet das sekundäre Mycel in den Gruppen der *Uredinales*, *Ustilaginales*, *Exobasidiaceae*, *Corticaceae* und *Thelephoraceae* die flächenförmigen „Fruchtkörper“. Bei den höheren *Basidiomycetes*, die besonders gestaltete Fruchtkörper besitzen (keulenförmige, trichter-, konsolen- oder hutförmige), entstehen die Fruchtkörper auf dem tertiären Mycel, das durch besondere Differenzierungen aus dem sekundären hervorgeht und wie dieses der Dikaryophase gehört. Das sekundäre Mycel ist watteförmig und löst sich bei der Bildung des tertiären in Mycelplatten oder -stränge auf, auf denen erst die Fruchtkörper entstehen. Bei manchen Pilzen stellt das tertiäre Mycel sogenannte Sklerotien dar, die Dauerzustände des sekundären Mycels sind und bei geeigneten Bedingungen zu Fruchtkörpern auswachsen oder wieder ein sekundäres Mycel hervorgerufen lassen. Der Unterschied zwischen den Fruchtkörpern der *Asco-* und *Basidiomycetes* besteht also darin, daß erstere Bildungen des haploiden, primären Mycels sind, während sie bei einem Teil der *Basidiomycetes* solche des sekundären, dikaryotischen Mycels und bei einem anderen Teil der *Basidiomycetes* Bildungen des tertiären Mycels sind. Bei den *Basidiomycetes* tritt das primäre Mycel zurück, da mit dem Augenblick der Befruchtung, der frühzeitigen Paarkernbildung, das sekundäre Mycel entsteht, das den größten Teil des Mycels ausmacht.

Die Dikaryophase entsteht durch die Verzögerung der Kernverschmelzung. Die Zytogamie wird durch das dikaryotische Mycel von der Karyogamie getrennt. Bei *Penicillium stipitatum* tritt uns das sekundäre, dikaryotische Mycel erstmalig entgegen, indem die Fruchtkörper nicht unmittelbar um die Ascogene entstehen, sondern diese erst mit einer kurzen Hyphe auswachsen, die sich verzweigt. Erst um die Verzweigungen entstehen die Peritheciens (Emmons 1935). Bei *Chaetomium Kunzeanum* (siehe Fortpflanzung) ist die Dikaryophase schon stärker entwickelt (Greis 1941), bei *Tuber* erreicht sie eine große Ausdehnung, spielt aber im Verhältnis zum primären Mycel noch eine untergeordnete Rolle, ist auch noch nicht selbstständig zur Ernährung befähigt, sondern lebt auf dem primären Mycel (Greis 1938). Bei den *Basidiomycetes* ernährt sich das sekundäre Mycel dagegen selbstständig. Die Wachstumsweise des sekundären Mycels der *Basidiomycetes* ist konzentrisch, während das primäre richtungslos wächst. Das primäre wie das sekundäre Mycel, letzteres allerdings nur im beschränkten Umfange, bilden als Nebenfruchtformen Oidien oder auch Gemmen aus. Die Strangbildungen und Sklerotien des teritiären *Basidiomyceten*-Mycels lassen bestimmte Strukturen erkennen und bestehen außen aus einer Rindenschicht, die pseudoparenchymatisch verflochten ist, innen gehen sie allmählich in das sogenannte Mark über (Fig. 11 A, B). Die Hyphen, die die Stränge aufbauen, sind mannigfaltig differenziert, so in Gefäßhyphen, Faserhyphen usw. (siehe diese). Besonders hoch ausgebildet sind die Rhizomorphen von *Merulius*. Die Rhizomorphen der *Tuberaceae* gehören dagegen dem primären haploiden Mycel an.

die Hauptmasse, auf ihm entstehen auch die Geschlechtsorgane und die Fruchtkörper. Umgekehrt ist bei einigen *Basidiomycetes* das primäre Mycel vollkommen unterdrückt, so bei *Hypochnus terrestris* (Kniep 1915) und *Nidulariopsis* (Greis 1935), und aus den Sporen geht sofort die Dikaryophase hervor, indem sich der Sporenkern teilt und die entstandenen Tochterkerne sich sofort als Paarkerne verhalten.

Die Hyphendifferenzierungen am haploiden Mycel sind gegenüber denen am dikaryotischen sekundären und tertiären Mycel wenig ausgeprägt. Wohl kommen auch an den primären *Ascomyceten*-Mycelien verschiedene Hyphenbildungen vor, erreichen aber nicht die Mannigfaltigkeit, wie sie uns bei den sekundären und tertiären *Basidiomyceten*-Mycelien begegnen. Die wichtigsten Hyphenformen seien im folgenden aufgeführt.

**Faserhyphen.** Unter Faserhyphen versteht man dickwandige Hyphen, die der mechanischen Festigung dienen. Sie finden sich besonders in den Mycelsträngen (Rhizomorphen), so bei *Merulius lacrymans*. Das Lumen der Faserhyphen ist bis zum Verschwinden verkleinert und die Wände sind stark verdickt. Die Zellen der Faserhyphen sind inhaltslos. Die Faserhyphen umhüllen die Gefäßhyphen und entsprechen den Sklerenchymfasern der höheren Pflanzen (Fig. 12).

**Haarbildungen.** An vielen Fruchtkörpern, aber auch an Mycelien sind haarähnliche Hyphen vorhanden, sogenannte Anhänger. Sie können entweder einfach, unverzweigt und unseptiert oder verzweigt und septiert usw. sein. Vielfach sind sie braun oder dunkel gefärbt. Einzellige Haare finden wir an den Fruchtkörpern mancher *Erysiphe*-Arten, wo sie entweder gerade sind und starr abstehen oder in der mannigfältigsten Weise gekrümmt oder eingerollt sind. Bei *Uncinula Sengoku* sind die Haare am Ende zierlich eingerollt, bei *U. Aceris* spalten sie am Ende in kleine Äste auf (Fig. 13 A), die ihrerseits eingerollt sind. Bei manchen Arten der Gattung *Microsphaera* (Fig. 13 B) und *Podosphaera* (Fig. 13 C) sind sie wiederholt „dichotom“ verzweigt. Besonders mächtig sind die Haarbildungen am Scheitel mancher *Chaetomium*-Arten (Fig. 13 D). Hier sind Haare zu unterscheiden, die der Fruchtkörperoberfläche entspringen und in der Regel einfach gebaut sind, und solche, die dem Fruchtkörperscheitel entspringen und einen komplizierteren Bau aufweisen. Die Seitenhaare sind meist einfach, einzellig oder wenigzellig und vielfach pfriemenförmig zugespitzt. Ihre Oberfläche ist bei manchen Arten mit kleinen Körnchen inkrustiert (oxalsaurer Kalk usw.). Die Scheitelhaare sind viel länger, septiert und meist irgendwie verzweigt. Sie sind entweder gerade oder wellig gebogen oder spiraling aufgewunden, sparrig verzweigt oder am Ende eingerollt. Ihre Wand ist oft bis zum Schwinden des Zellumens verdickt.

**Paraphysen.** Unter Paraphysen versteht man schmale oder schwach keulige Hyphenenden, die zwischen den Ascis oder den Basidien in der Fruchtschicht, dem Hymenium, eingebettet sind. Sie können einzellig oder mehrzellig, verzweigt oder unverzweigt sein (Fig. 14). Vielfach sind sie kopfig oder keulig angeschwollen (besonders bei den *Discomycetes*). Die echten Paraphysen zeichnen sich dadurch aus, daß sie die ersten Elemente des Hymeniums sind und daß sich erst zwischen sie die Ascis oder Basidien einschieben. Entstehen die Paraphysen aber später als die Basidien und Ascis, so nennt man sie *Pseudoparaphysen*. Die Paraphysen sind bei manchen *Ascomycetes*

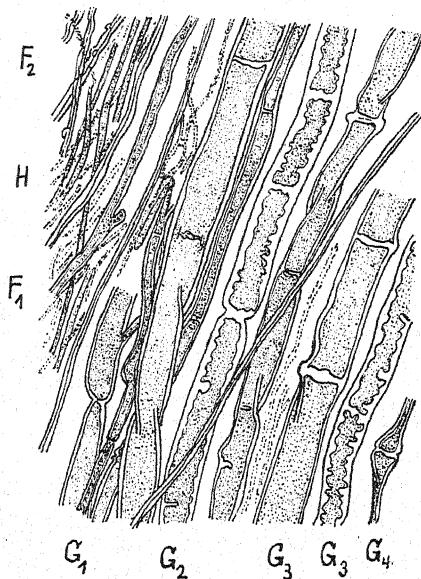


Fig. 12. *Merulius domesticus* Falk. Mycelstrang.  
H vegetative Hyphen;  $F_1$ — $F_2$ , verschiedene Entwicklungsstadien von Faserhyphen;  $G_1$ — $G_4$ , ebenso von Gefäßhyphen;  $G_4$  in Schwind begreifene Gefäßhyphen. (Nach Falk.)

zweifellos an der Sporenausschleuderung beteiligt und schwellen dann kurz vor derselben stark an; dadurch üben sie auf die Ascii einen großen seitlichen Druck aus, so daß die Ascii am Scheitel aufreißen und die Sporen mit großer Gewalt ausgeschleudert werden.

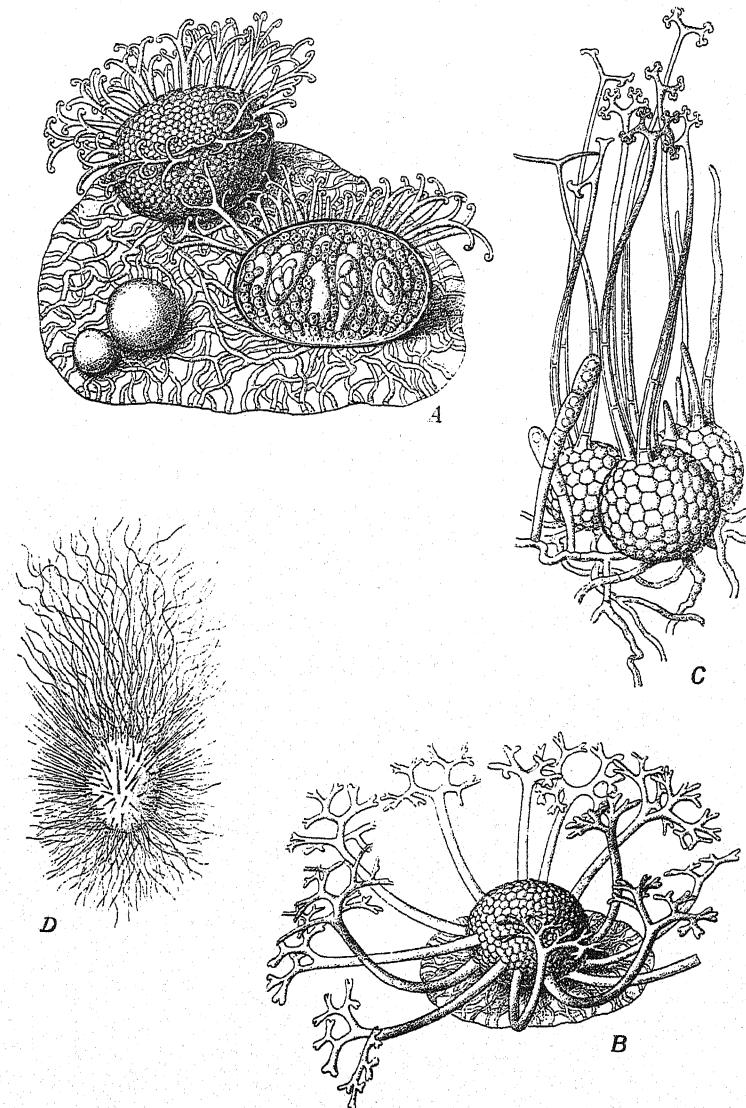


Fig. 13. A *Uncinula Aceris* (DC.) Sacc. Ganze und halbierte Fruchtkörper. B *Microsphaera Berberidis* (DC.) Lév. Fruchtkörper. C *Podosphaera tridactyla* (Wall.) De Bary. Fruchtkörper. D *Chaetomium globosum* Kunze. Fruchtkörper. (A—C nach Tulasne, D nach Zopf; alles aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

Ob sie bei den *Basidiomycetes* ähnliche Bedeutung haben, ist noch fraglich. Wahrscheinlich dienen sie hier der Auseinanderhaltung der Basidien, daß diese nicht zu enge stehen und so die Sporenausschleuderung behindert würde. Bei den *Sphaeriales* entspringen die Paraphysen dem Hüllhyphensystem, das seinerseits zum großen Teil dem Stiel des

weiblichen Geschlechtsorganes entspringt (Ascogonstiel). Ähnlich entstehen die Paraphysen bei den *Discomycetes*. In beiden Fällen nehmen neben dem Ascogonstielgewebe auch andere Mycelhyphen am Aufbau der Fruchtkörper teil, so daß möglicherweise auch Paraphysen aus Mycelhyphen hervorgehen. Bei den Pseudoperitheciens mancher pyrenomyzetenartiger Pilze sind dagegen die Pseudoparaphysen nicht Abkömmlinge des Ascogonstieles, sondern des Stromagewebes. Bei den *Basidiomycetes* entstehen die Paraphysen, soweit man von solchen sprechen kann, dem sogenannten Subhymenium, das ist der das Hymenium erzeugenden Schicht, die auf dem Hymenophor ruht. Sind die Paraphysen bei den *Basidiomycetes* schon vor den Basidien vorhanden und wird das Hymenium von den Paraphysen gebildet, in das sich dann die Basidien einschieben, so liegen echte Paraphysen vor; sind aber erst die Basidien vorhanden und treten die Paraphysen erst dadurch in Erscheinung, daß nicht alle Basidien Sporen bilden, so handelt es sich nicht um echte Paraphysen, sondern um umgewandelte Basidien. Die Paraphysen der *Ascomycetes* gehören der Haplophase an, die der *Basidiomycetes* der Dikaryophase. Sie sind daher bei beiden Klassen völlig heterogene Gebilde. (Weiteres unter Ascomyzenfruchtkörper.)

**Cystiden (Cystidien).** Die Cystiden der *Basidiomycetes* sind ihrer Herkunft nach entweder hymeniale oder tramale Bildungen (T r a m a = das Grundgewebe der Hymenophore). Die Cystiden finden sich ebenfalls wie die Paraphysen im Hymenium und fallen meist durch ihre besondere Gestalt und Größe auf. Oft überragen sie die Hymeniumoberfläche wesentlich. In manchen Fällen hängen sie genetisch mit den Basidien zusammen (Hymenialecystiden) und sind weiter nichts als enorm vergrößerte Basidien, die einer besonderen Funktion angepaßt sind. Ihre Basidienatur geht einmal aus ihrer Stellung zu den Basidien hervor, zum anderen Male aus dem Verhalten ihrer beiden Kerne, die vielfach noch zu einem Zygotenkern verschmelzen können, dann aber in der Entwicklung stecken bleiben, wobei zugleich eine starke Vergrößerung der umge-

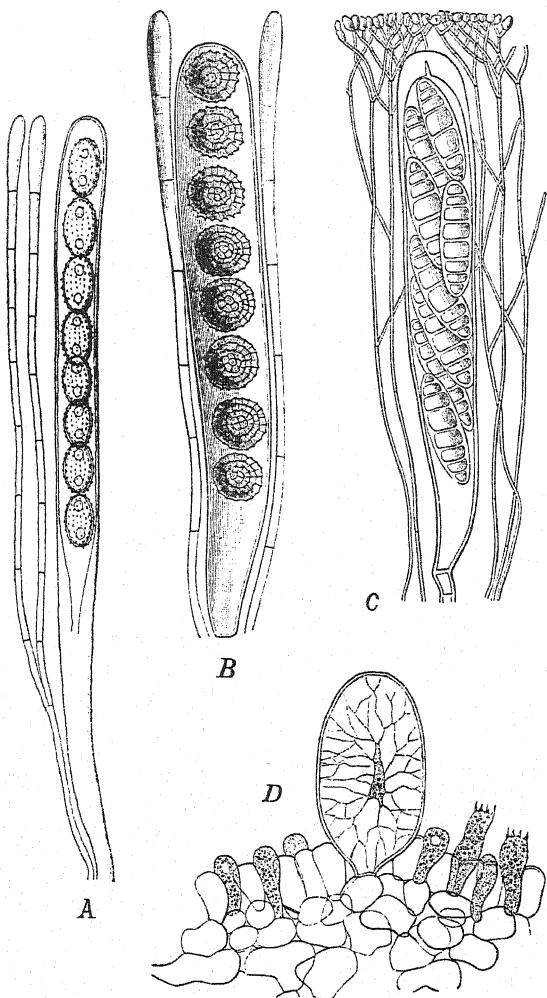


Fig. 14. Verschiedene Ascus- und -Sporenformen. A Ascus von *Lachnum hemisphaerica* (Wigg.) Gill. mit Paraphysen; B ebenso von *Boudiera areolata* Cooke et Phill.; C ebenso von *Patellaria atrata* (Hedw.) Fr.; D *Coprinus micaceus* (Bull.) Fr. Hymenium mit Basidien und einer großen Cystide. (A, C nach Rehm; B nach Phillips; D nach De Bary; alles aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

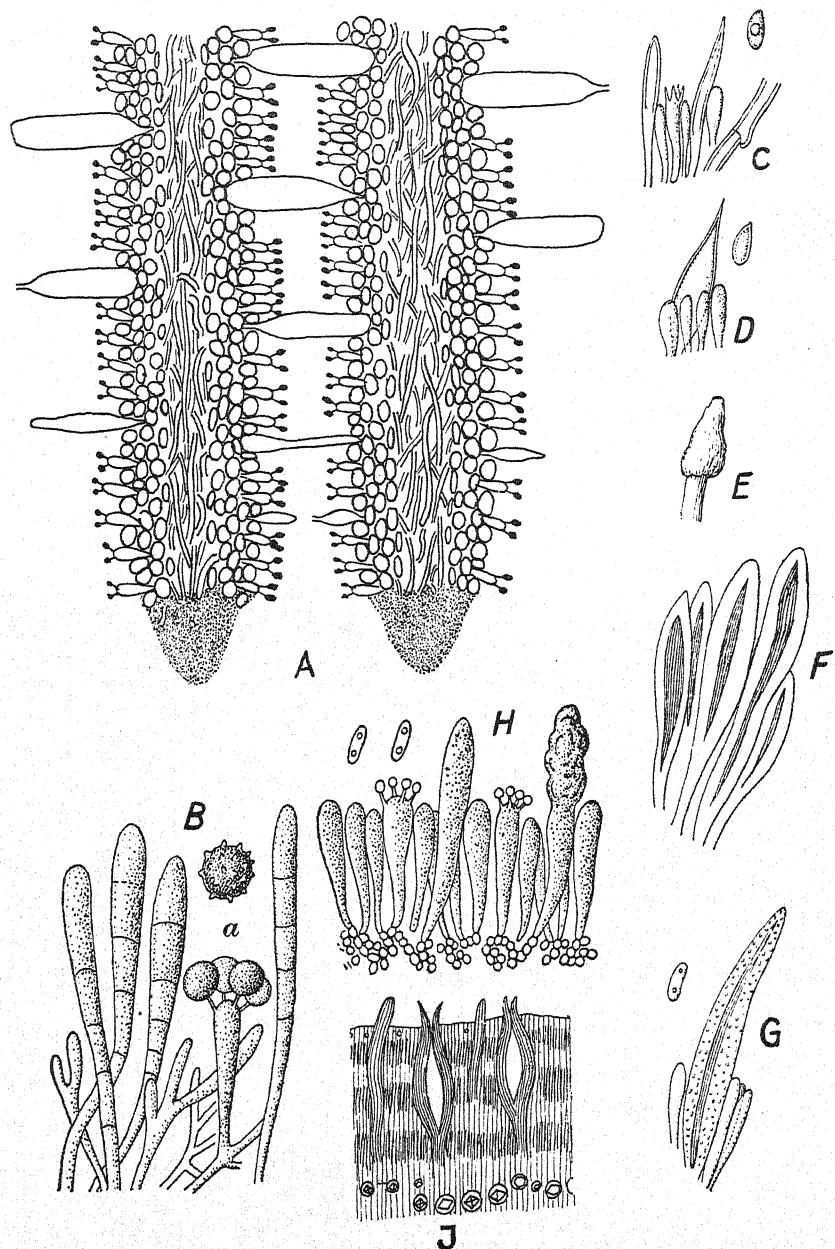


Fig. 15. Verschiedene Cystidenformen. *A* *Coprinus atramentarius* Bull. Zwei Lamellen mit Cystiden; *B* *Tomentellina ferruginea* v. Höhn. et Litsch. Hymenium mit Basidien und Cystiden; *C* *Peniophora laevis* Fr. Basidien u. Cystiden; *D* *Peniophora cremea* Bres. Cystide und Spore; *E* *Peniophora nuda* (Fr.) Bres. Cystide; *F* *Lloydella Habgallae* (B. et Br.) Bres. Cystiden; *G* *Hymenochaete floridea* B. et Br. „Borste“; *H* *Merulius tremellosus* Schrad. Hymenium mit Basidien und Cystiden; *J* *Hymenogramme javensis* B. et M. Hymenium mit gegabelten „Cystiden“. (A nach Buller, B nach v. Höhnel, C—G nach Bresadola, H nach Killermann, J nach Patouillard; B—J aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

bildeten Basidien eintritt (z. B. *Lepiota acutesquamosa*); vielfach kommt es überhaupt zu keiner Kernverschmelzung mehr. In anderen Fällen entstammen die Cystiden der Fruchtkörpertrama oder Hymenophortrama und stellen in manchen Fällen die Enden von Leitungsbahnen dar (Knoll 1912), sogenannte Hydatoden, die Wasser oder Stoffwechselprodukte abgeben. Levine (1913) hält sie jedoch für Drüsen, da es sich nach ihm mehr um schleimige Ausscheidungen als um wässrige handelt. Die Ausscheidung von Schleim ist besonders an solchen Stellen groß, wo viele Cystiden vorhanden sind. In wieder anderen Fällen stellen sie weder Hydatoden noch Drüsen dar, sondern sind mechanische Elemente (Buller 1910). So dienen sie bei *Coprinus*

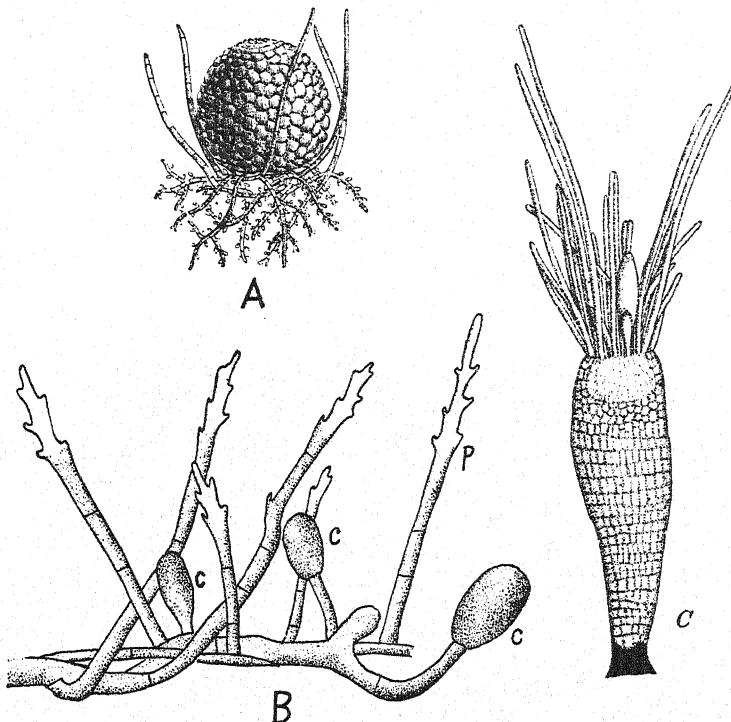


Fig. 16. A *Meliola corallina* Mont. Fruchtkörper mit Mycel und Mycelborsten und Hyphopodien; B *Paro-dlopsis perae* Arn.: c = Konidien, p = Mycelborsten; C *Zodiomyces vorticellarius* Thaxter. junge Pflanze mit Appendices. (A nach Gaillard, B nach Arnaud, C nach Thaxter; A und C aus Pilzfam. I. Aufl.)

und anderen *Hymenomycetes* der Sporenabschleuderung, indem sie die Lamellen der *Agaricaceae* auseinanderhalten und so einen Fallraum für die Sporen schaffen (Fig. 15 A, *Coprinus atramentarius*). In wieder anderen Fällen scheinen sie die Endigungen von Faserhyphen zu sein.

Ihre Gestalt ist bei den einzelnen Familien und Gattungen der *Basidiomycetes* recht verschieden, doch für ein und dieselbe Art konstant und bietet für die Systematik gute Merkmale. Sie sind entweder über die Hymenialfläche gleichmäßig verteilt (*Thelephoraceae*), oder sie finden sich nur an bestimmten Stellen, so z. B. an den Schneiden der Lamellen (bei manchen *Agaricaceae*). Bei *Tomentellina ferruginosa* (Fig. 15 B) sind sie mehrzellige, unverzweigte, oben keulig verdickte Hyphenenden mit dünnen Wänden. Ihr Ende kann auch stachelartig zugespitzt sein, so bei *Peniophora pedicillata*. Einzellige Cystiden kommen bei *Peniophora laevis* vor (Fig. 15 C), wo sie keulig-spindelförmig sind und verdickte Wände aufweisen. Bei *Pen. cremea* (Fig. 15 D) sind sie bauchig und zugespitzt; bei *Pen. nuda* (Fig. 15 E) kegelförmig der Traghyphe aufgesetzt. *Lloydella*

*Habgallae* (Fig. 15 F) hat keulig-spindelige Cystiden mit stark verdickten Wänden. Ähnlich sind sie bei *Hymenocheete floridea* (Fig. 15 G), aber mit rauhlich-körniger Membran. Bei *Merulius tremellosus* (Fig. 15 H) sind sie keulig und haben warzige Erhebungen. Ebenso sind die Cystiden von *Inocybe asterospora* gebaut, aber mit einem sternförmigen Ende; *Pluteus cervinus* besitzt Cystiden mit mehreren hörnchenartigen Erhebungen. *Boletus vitellinus* hat lanzettartige Cystiden, *Collybia conigena* keulig-spindelige und mit Stacheln besetzte, *C. esculenta* desgleichen, aber mit warzigen Inkrusten besetzte; bei *Coprinus micaceus* (Fig. 14 D) sind sie sehr groß und blasenförmig, bei *Hymenogramme javensis* (Fig. 15 J) sind sie gegabelt; bei *Fomes megalosporus* sind sie morgensternförmig.

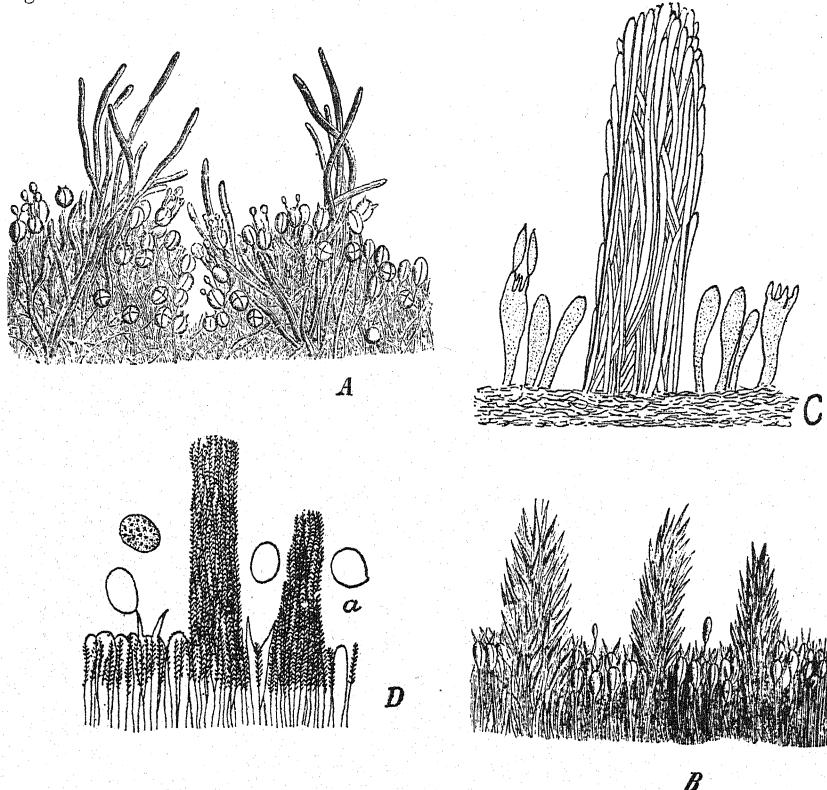


Fig. 17. Zusammengesetzte Stacheln. A bei *Stypella minor* A. Möller; B im Hymenium von *Heterochaete Sanctae-Catharinae* A. Möll.; C im Hymenium von *Epithele Typhae* (Pers.) Pat.; D im Hymenium von *Dendrothele griseo-cana* (Bres.) Bourd. et G. (A und B nach Möller, C nach v. Höhnel et Litsch., D nach v. Höhnel; A, B und D aus Pfl.fam. 2. Aufl., Bd. 6.)

**Mycelborsten.** Mycelborsten sind ähnliche Gebilde wie die Cystiden, unterscheiden sich aber von diesen dadurch, daß sie nicht im Hymenium, sondern am Mycel auftreten. Auch weisen sie viele Ähnlichkeiten mit den Dendrophysen auf. Sie sind entweder fadenförmig, mehrzellig und unverzweigt, wie bei *Meliola corallina* (Fig. 16 A), wo sie als senkrechte Äste aus dem Mycel herausragen, oder sie sind knorrig verzweigt, wie bei *Parodiopsis perae* (Fig. 16 B). Hierher gehören auch die Borsten, die am Stroma von *Parodiellina manaosensis* entspringen und mehrzellige, einfache Äste darstellen. Hierher wären auch die Appendices der *Laboulbeniales* zu stellen (die vielfach zu den Ascomyces gerechnet werden), die besonders mächtig bei *Zodiomyces* in Erscheinung treten und das Receptaculum als ein dichter Kranz umgeben (Fig. 16 C).

**Zusammengesetzte Stacheln.** In manchen Fällen treten Mycel- oder Hymenialborsten zu sälchenartigen Hyphenbüscheln zusammen. Sie können dabei lockere Verbände wie bei *Stypella minor* (Fig. 17 A) oder dichtere Verbände bilden und dann auch als Setulae bezeichnet werden, so bei *Heterochaete Sanctae-Catharinae* (Fig. 17 B); besonders mächtige Ausmaße erreichen sie bei *Epithele Typhae* (Fig. 17 C), wo sie aus einigen Hunderten von Hyphen bestehen. Die Hyphen, die die Stacheln aufbauen, können entweder glatt sein, also haarförmige Hyphen sein, oder sie können Dendrophysen sein, wie bei *Dendrothele griseo-cana* (Fig. 17 D).

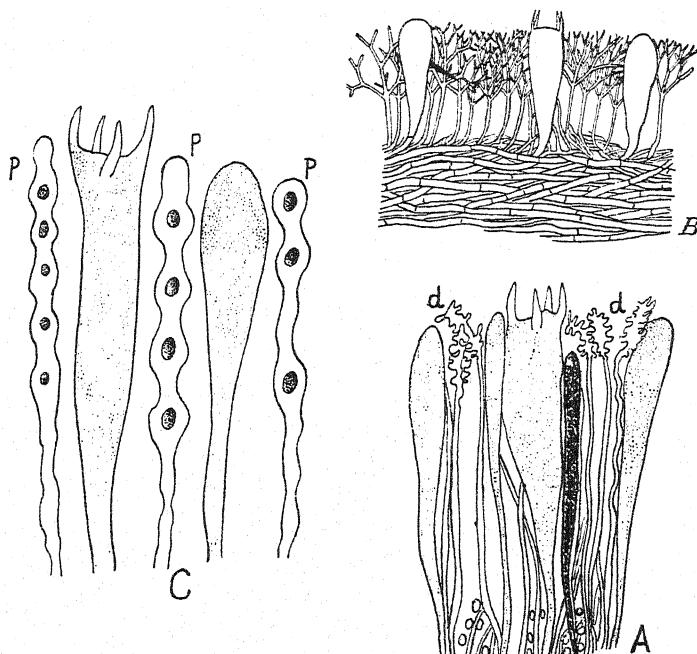


Fig. 18. A *Aleurodiscus sparsus* (Berk.) v. H. et L. Basidien, Dendrophysen (d) und Gloeocystide (dunkel); B *Asterostromella gallica* Bourd. et G. Basidien und Dendrophysen; C *Aleurodiscus amorphus* (Pers.) Rabh. Basidien und Pseudophysen (p). (A und C nach v. Höhnel et Litsch.; B nach Pilát.)

**Dendrophysen.** Unter diesen Gebilden versteht man paraphysenartige Hyphen, die zwischen den Basidien in den Hymenien stehen und verzweigt sind. Die Verzweigungen sind oft nur kurze dormartige Fortsätze von sägeartigem Aussehen, so bei *Aleurodiscus sparsus* (Fig. 18 A). In anderen Fällen sind die Zweige länger und zierlich und sehen kleinen Bäumchen ähnlich, wie bei *Asterostromella gallica* (Fig. 18 B). Ob diese Dendrophysen als Schutzorgane aufzufassen sind gegen Tierfraß, ist fraglich; auch als Schutzorgane für die Basidien dürften sie kaum in Frage kommen, da sie von den Basidien in manchen Fällen überragt werden (*Asterostromella*). Ihre Bedeutung ist daher noch unklar.

**Pseudophysen.** Bei einigen *Cyphellaceae* sind im Hymenium paraphysenähnliche Gebilde vorhanden, die sich von den Paraphysen dadurch unterscheiden, daß sie perl schnurartig sind. Ist die Perl schnurform nicht deutlich ausgeprägt, so sind die Gebilde nicht von den Paraphysen oder Pseudoparaphysen zu unterscheiden (*Aleurodiscus amorphus*, Fig. 18 C).

**Capillitium.** Bei manchen *Plectascales*, *Tuberales* und *Gastromycetes* finden sich im Innern des Fruchtkörpers bei der Sporenreife zwischen den Sporen Hyphen, deren Wände stark verdickt und die oft zu zierlichen Netzwerken verflochten sind.

Diese Hyphen nennt man Capillitiumfasern (Fig. 19 A, B) und ihre Gesamtheit Capillitium. Sie stellen umgebildete Tramal- oder Peridialhyphen dar, je nachdem sie aus der Trama oder aus der Peridie stammen. Sie besitzen hygroskopische Eigenschaften und reagieren auf verschiedene Feuchtigkeitsgrade durch Krümmungsbewegungen.

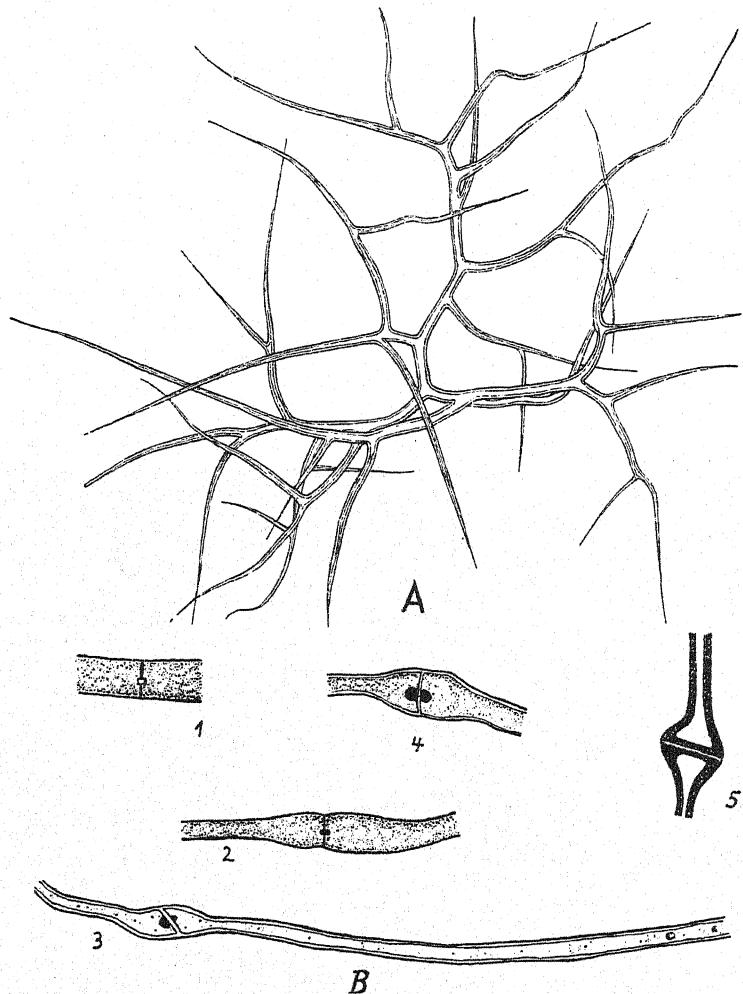


Fig. 19. A Capillitium von *Bostrychia nigrescens* Pers.; B Entwicklung der Capillitiumfasern von *Tulostoma mammosum* [Micheli] Fr. 1 Hyphe vor der Umbildung, 2 Querwandporus von Callus verschlossen, 3 Verdickung der Zellwände, 4 keulige Anschwellung an den Querwänden, 5 fertige Capillitiumfaser mit stark verdickten Wänden, gespalterner Querwand und degeneriertem Zellinhalt.  
(A nach Fischer aus Engler-Prantl, 2. Aufl.; B nach Greis 1937.)

gen. Sie dienen durch letztere Eigenschaft der Sporenausschleuderung, wahrscheinlich wirken sie auch bei der Sprengung der Peridie mit. Die sporenausschleudernde Wirkung lässt sich an taufeuchten Morgen an *Gastromyces*, besonders *Bovistina*, gut beobachten. Sobald der Tau durch die ersten Sonnenstrahlen schwindet, krümmen sich die Capillitiumfasern oft ruckartig und Wolken von Sporen werden aus den offenen Fruchtkörpern entleert. Nach dem Ausstäuben kann man die Krümmungsbewegungen leicht fest-

stellen. Die Capillitiumfasern entstehen bei der Sporenreife, indem Trama- oder Peridialhyphen, die den Fruchtkörper durchziehen, ihre Wände stark verdicken, während die Querwände aufgelöst werden. Bei *Tulostoma mammosum* (Greis 1937) werden bei den sich zu Capillitiumfasern umbildenden Hyphen zunächst die Poren in den Querwänden durch einen Kallus verschlossen und die Hyphenzellen schwollen beiderseits der Quer-

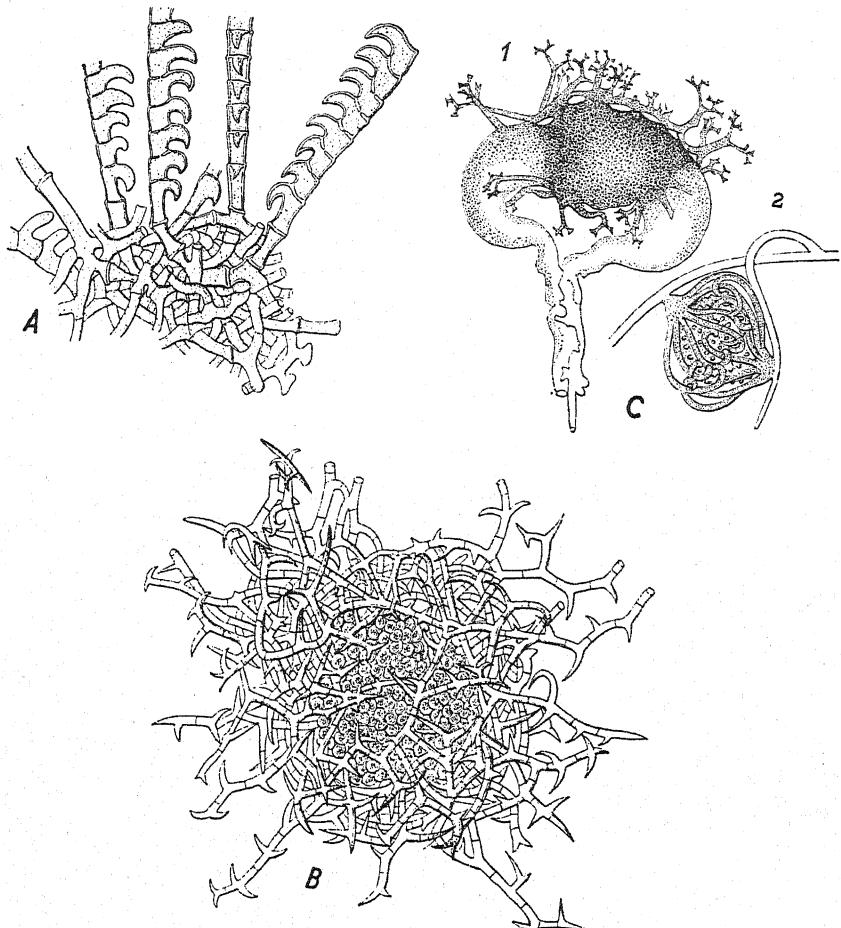


Fig. 20. A *Ctenomyces serratus* Eid. Dauermycel mit Krallenhaken; B *Gymnoascus Reesii* Barau. Fruchtkörper mit Ascii und Krallenhyphen; C<sub>1</sub> Zygospore von *Phycomyces nitens* Kunze et Schmidt, mit Dornfortsätzen; C<sub>2</sub> Zygospore von *Absidia septata* v. Tiegh. mit sich verzahnenden Dornfortsätzen. (A nach Eidam, B nach Brefeld, C<sub>1</sub> nach v. Tieghem et Le Monnier, C<sub>2</sub> nach v. Tieghem.)

wände keulig an; dann verdicken sich die Längs- und Querwände stark und die Hyphe nimmt selbst an Dicke etwas zu (Fig. 19 B). Der Zellinhalt desorganisiert, an den Querwänden werden die Kalli wieder aufgelöst, Poren sind aber nicht mehr zu sehen. Die Fasern sind bei vielen Arten irgendwie gefärbt, meist braun, und manchmal mit Kaliumoxalatkristallen bedeckt.

Bei *Ustilago Treubii*, die auf *Polygonum* vorkommt und die selbst kein Capillitium ausbildet, werden die Sporen durch Capillitiumfasern ausgeschleudert, die von der

Pflanze unter der Pilzeinwirkung gebildet werden und die ebenfalls hygroskopische Bewegungen ausführen (Solms-Laubach 1887).

**Krallenhyphen.** Bei einigen Pilzen sind krallenförmige Hyphen vorhanden, die mit der Fruchtkörperverbreitung in Zusammenhang stehen. Am auffälligsten sind die Krallenhyphen bei *Ctenomyces serratus*, einem Pilz, der auf Vogelfedern vorkommt (Fig. 20 A). An bestimmten Hyphen der Sklerotien werden kammartige Hyphen ausgebildet, deren krallenartige Seitenfortsätze nach hinten gekrümmt sind, so daß sich die vom Substrat losreißenden Sklerotien an dem neuen Substrat festklammern können. Krallenhyphen besitzt auch der Fruchtkörper von *Gymnoascus Recsii* (Fig. 20 B). Die Hyphen haben hier kurze Fortsätze an ihren Enden, die zum Teil nach rückwärts gekrümmt sind und ebenfalls als Hafthyphen für die Fruchtkörper dienen. Die krallenartigen Fortsätze der *Phycomyces*- und *Absidia*-Zygosporen sind ebenfalls Haftorgane, die sich auf dem Substrat leicht festhaken können (Fig. 20 C). Man darf allerdings nicht übersehen, daß Krallenhyphen auch die Verbreitung der Fruchtkörper verhindern können, indem diese sich schon am eigenen Substrat festhaken und so einer Verbreitung direkt entgegenwirken.

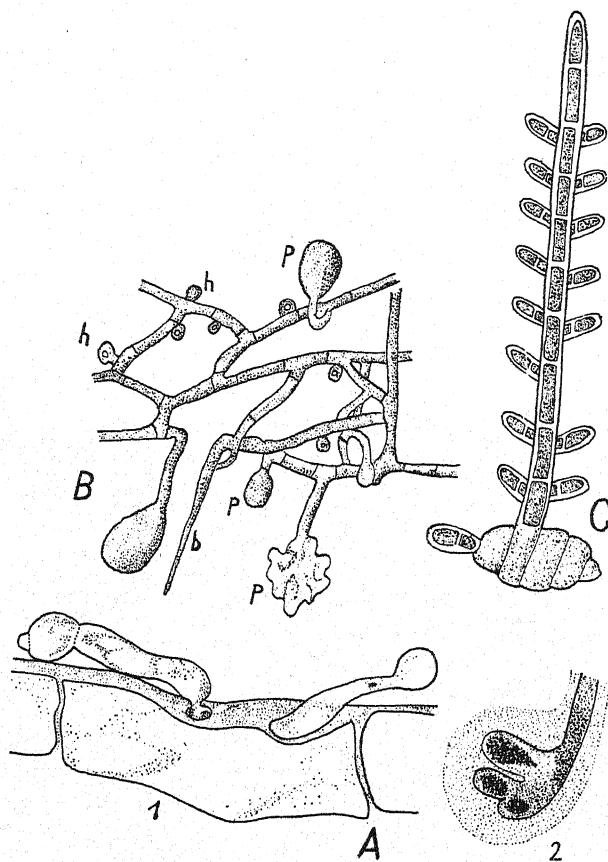


Fig. 21. A, *Botryotinia cinerea* Pers. Appressorium mit verschleimter Membran; A<sub>1</sub> in die Wirtszelle eindringende Keimhyphä; B *Balladyna Gardeniae* Rac. Mycel mit Hyphopodien (h), Borsten (b) und Fruchtkörperanlagen (p); C *Meliola obesa* Speg. Keimhyphä mit Hyphopodien. (A nach Backman & Welsford, C nach Gaillard, B nach Arnaud.)

Unterlage festhalten und Nahrung aufnehmen. Die wichtigsten seien angeführt:

**Appressorien.** Manche fakultative Parasiten haften sich an den Pflanzen mittels bestimmt gestalteter Hyphen fest, der sogenannten Appressorien. Bei *Botryotinia cinerea* versleimen die Keimhyphen an ihrer Oberfläche (bzw. die Wand verquillt) und haften mit der Schleimhülle an der Kutikula fest. Nach kurzem oberflächlichem Wachstum krümmt sich die Spitze der Keimhyphe zur Epidermisoberfläche hin, gleichzeitig füllt sich die Spitze der Keimhyphe prall mit Plasma. Dann bohrt sich die Spitze in die Epidermis ein. Andere Hyphen splittern an ihrem Ende in mehrere stumpfe Fortsätze auf, die Appressorien. Die Wand der Auswüchse verquillt ebenfalls und das Mycel wird

**Hafthyphen.** Mannigfaltig sind die Einrichtungen, mittels derer die Myzelien, besonders der pflanzenbewohnenden Pilze, sich an der

durch die Appressorien fest an die Kutikula der Epidermis angepreßt (Fig. 21 A). Als eine Art Appressorien sind auch die Haftwürzelchen von *Rhizopus nigricans* zu betrachten (Fig. 36 A), die an der Basis der Sporangienträger, an den sogenannten Knoten, entspringen und das Mycel an die Substratoberfläche heften (z. B. Glaswand eines Kulturgefässes) oder im Substrat verankern. Im letzten Falle sind sie viel länger ausgebildet und entsprechen eher den Rhizoiden. Im ersten Falle sind sie kürzer und gedrungener und stellen Appressorien dar. Daraus geht schon hervor, daß zwischen den beiden Gebilden oft schwer zu unterscheiden ist.

**Hyphopodien.** Verschiedene Arten der *Perisporiaceae* haften sich mittels kurzer, meist einzelliger, Hyphenenden an der Unterlage fest, der sog. Hyphopodien (*Balladyna Gardeniae*; Fig. 21 B). *Meliola corallina* (Fig. 16 A) bildet an älteren, fruchtbaren Mycelien einzellige Seitenzweige aus, die sich in zwei Gruppen scheiden lassen. Die einen sind ähnlich wie die Hyphopodien von *Balladyna* (Fig. 21 B) und werden an ihren Traghypfen meist opponiert angelegt (*hyphopodies mucronées* Gailhard 1892). Sie sind wahrscheinlich Hafthyphen. Andere, die sogenannten Stigmopodien (*hyphopodies capitées* Gailhard), werden zu je einer an den Hyphenzellen alternierend angelegt. Meist sind sie in der Wachstumsrichtung der Hyphe orientiert. Sie sind fast immer aus zwei Zellen aufgebaut, aus einer Stiel- und einer Kopfzelle. Letztere ist kugelig und wird als Stigmocyste bezeichnet. Sie weisen Ähnlichkeiten mit manchen Appressorien auf; ob sie aber solche sind, ist fraglich, zumal sich manche Stigmocysten zu Perithecien umwandeln, indem sie zu einer flachen Scheibe unter dreidimensionaler Zellteilung heranwachsen, so daß ein echtes Parenchym entsteht, was bei den Pilzen nur selten vorkommt. Es scheint sich daher eher um fertile Zellen zu handeln, ähnlich denen bei *Pleospora* (s. Pseudoperithecien). Opponierte angelegte Hyphopodien kommen bei *Meliola obesa* (Fig. 21 C), alternierende bei *Meliola corallina* vor (sogenannte Stigmopodien, Fig. 16 A).

**Stomatopodien.** Bei manchen Pilzen, so bei *Balladyna* und *Parodiopsis* unter den *Perisporiaceae*, dringen bestimmte Hyphen des Mycels in die Spaltöffnungen der Wirtspflanzen ein, stoßen in das Mesophyll vor und treiben zahlreiche Verzweigungen, die Stomatopodien. Die Stomatopodien schwollen nach dem Eindringen in die Atemhöhle an, von der Anschwellung entspringt eine Anzahl von Ästen, die sich stark verzweigen und manchmal ein ausgedehntes intramatrikales Mycel bilden können (Fig. 22 A). Die Endzellen der Stomatopodien dringen in die Wirtszellen ein, wobei sie stark zusammengezogen erscheinen, aber in der Zelle schwollen sie wieder stark an.

**Haustorien.** Die extramatrikal lebenden Mycelien der *Erysiphaceae* treiben in die Epideriszellen des Wirtes dünne Seitenzweige. Das Eindringen dieser Seitenhyphen erfolgt wahrscheinlich enzymatisch, vielleicht auch enzymatisch und mechanisch zugleich. In den Wirtszellen schwollen die Seitenhyphen, die Haustorien, kugelig an oder sie verästeln sich. In der Anschwellung liegt der Hyphenzellkern. Bald nach dem Eindringen der Haustorien machen sich an den Wirtszellen schwere Schädigungen bemerkbar und das Plasma stirbt unter Braunfärbung und Verklumpung ab, der Wirtzellkern wird aufgelöst. Haustorien sind sowohl bei den ektoparasitischen als auch bei den interzellular lebenden Parasiten allgemein verbreitet und sind von verschiedenster Gestalt. Bei *Erysiphe Martii* sind sie kugelig (Fig. 22 B), in den entfernten Wirtszellen bestehen sie aus einer langen und dünnen Zuleitungshyphe und einem blasigen Teil im Zellinnern. Bei *Phyllactinia sulfulta* (Fig. 22 C) dringt ein Seitenzweig der Oberflächenhyphe in ein Stoma ein, wobei er stark verdünnt ist. In der Atemhöhle wächst er mit dickerem Lumen weiter und sendet in die einzelnen Zellen kugelige Fortsätze, die Haustorien. *Erysiphe graminis* besitzt Haustorien, die aus kurzen, einzelligen Hyphen bestehen; an ihrem Ende splittern diese in hyphenartige Ausstülpungen auf, die ebenso wie das dickere Hauptglied von einer stark verquollenen Membran umgeben sind. *Erysiphe Heraclei* hat einzellige Haustorien (Fig. 22 D).

**Rhizoiden.** Die Rhizoiden dienen der Befestigung der Mycelien auf ihrer Unterlage. Schon bei *Rhizopus nigricans* haben wir Haftwürzelchen kennengelernt, die ähnlich den Rhizoiden gebaut und vielleicht schon als solche zu bezeichnen sind. Die Rhi-

zoiden sind meist dickwandig, dunkel oder braun gefärbt und verzweigen sich am Ende meist mehr oder minder (vgl. Fig. 36 A). Die Zellen der Rhizoiden sind meist ohne Zellinhalt und dienen nicht der Nahrungsaufnahme. Bei manchen *Chaetomium*-Arten

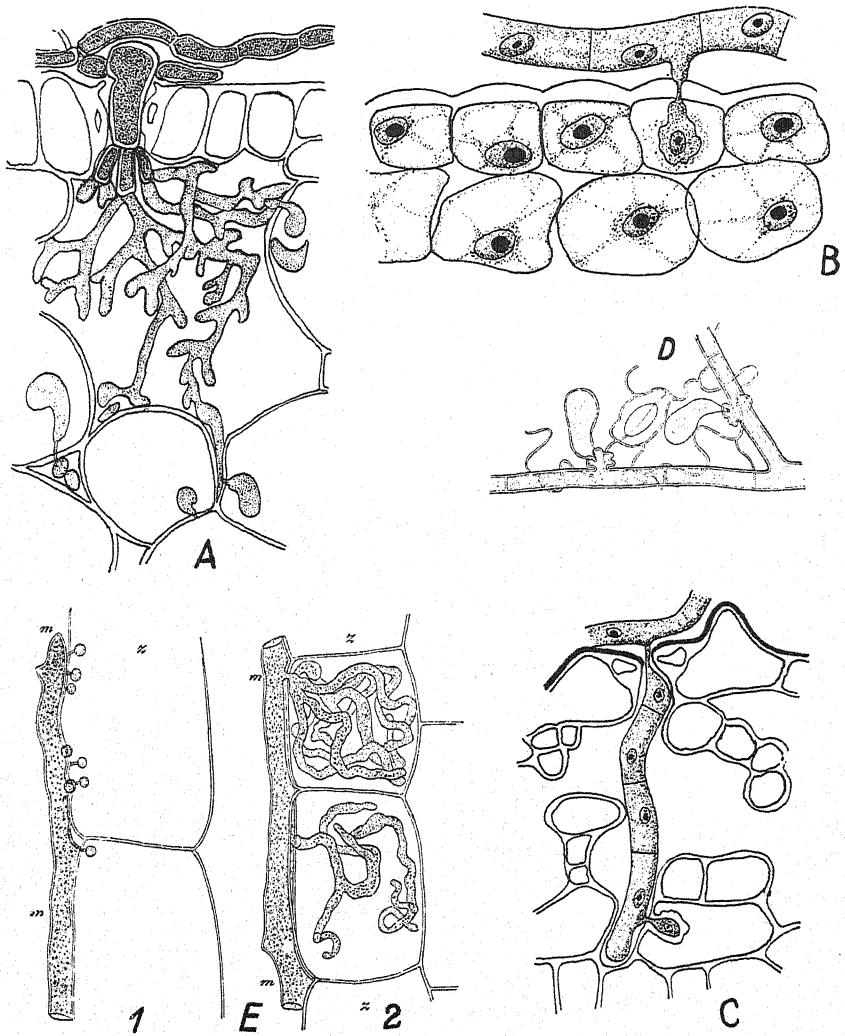


Fig. 22. A Stomatopoden von *Parodiopsis megalospora* (Arn.); von den Stomatopoden entspringen die intramatrakalen Mycelhyphen; B Haustorium von *Erysiphe Martii* Lév. in eine Epidermis von *Trifolium*-Blatt eingedrungen und kugelig angeschwollen, in der Anschwellung der Kern des Haustoriums; C *Phylactinia suffulta* (Reb.) Sacc. in das Mesophyll von *Cornus* eindringend, letzte Zelle der Hyphe hat in einer Mesophyllzelle ein Haustorium entsandt; D Haustorien von *Erysiphe Heraclei* DC. in Epidermiszellen eingedrungen; E, Mycelhyphe von *Albugo candida* (Pers.) Ktze. mit köpfigem Haustorium; E<sub>1</sub>, büschelige Haustorien von *Peronospora calotheca* De Bary. (A nach Arnaud, B Original, C nach Smith; D, E nach De Bary aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

kommen Gebilde vor, die Rhizoiden ähnlich sehen, sich aber von ihnen durch den lebenden Zellinhalt unterscheiden und nicht nur der Befestigung der Fruchtkörper, sondern offenbar auch der Nahrungsaufnahme dienen. Aus diesem Grunde ist es oft schwer zu

entscheiden, ob Rhizoiden oder Haustorialhyphen vorliegen. Bei den *Ascomycetes* sind Rhizoiden weit verbreitet (so bei *Erysiphaceae*, *Leveillula*, *Sordariaceae*, *Chaetomiaceae*).

**Stelzfüße.** An den Fruchtkörpern von *Phyllactinia* treten dickwandige Hyphen auf, die zum Ende hin allmählich schmäler werden und der Substratoberfläche frei aufliegen (Fig. 23 A). Am Fruchtkörper sind diese Stelzfüße mit einem blasigen Gelenk befestigt, das auf Feuchtigkeitsunterschiede reagiert. Die Gelenkzelle ist an ihrer Oberseite dickwandig, an der Unterseite dünnwandig. Bei Trockenheit verliert die Gelenkzelle Wasser, der Turgordruck sinkt und die dünne Unterseitenwand wird durch die sich nach unten krümmende Oberwand eingedrückt. Der Krümmung setzt das freie Ende der Stelze Widerstand entgegen, was zur Folge hat, daß die Mycelhyphen, die den Fruchtkörper am Substrat befestigen, abgerissen werden, so daß der Fruchtkörper an den Stelzen emporgehoben wird. Der Fruchtkörper liegt nunmehr dem Substrat frei auf (Fig. 23 B) und kann durch Luftzug abgewehrt werden. Die Stelzen dienen somit der Fruchtkörperverbreitung. Auf der neuen Unterlage haftet der Fruchtkörper mittels eines Schleimtropfens, der auf der Oberseite des Fruchtkörpers ausgeschieden wird. Ob die am Fruchtkörperscheitel vorhandenen Pinselzellen nur die Schleimmasse ausscheiden, oder auch direkt als Hafthyphen dienen, ist noch unsicher.

Ähnliche Hyphen, die aber des Gelenkes entbehren, finden sich bei *Lasiobotrys Lonicerae*. Die Stelzhyphen entspringen hier nahe der Unterseite des Fruchtkörperstromas und zeigen hygroskopische Eigenschaften. Bei Trockenheit krümmen sie sich nach unten ein und reißen das Stroma von der Unterlage los.

**Gefäßhyphen.** In den Rhizomorphen von *Merulius* (vgl. Fig. 12) kommen neben Faserhyphen noch dicklumige Gefäßhyphen vor, die von den Faserhyphen mantelförmig umgeben werden. Die Querwände sind in den Gefäßhyphen aufgelöst und die Längswände sind von balkenartigen Vorsprüngen verstärkt. Die Hyphen führen einen

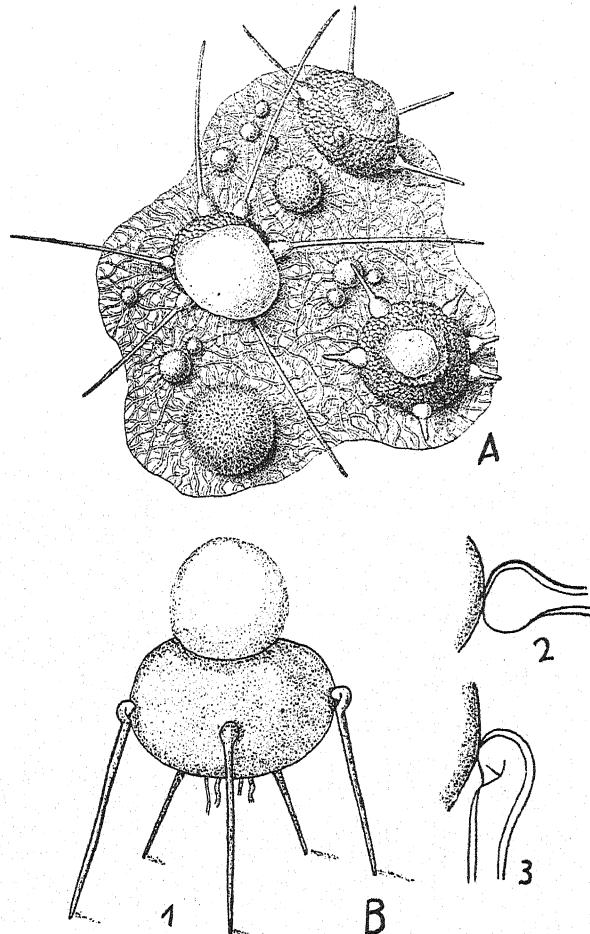


Fig. 23. A Perithecien von *Phyllactinia suffulta* (Robent.) Sacc. mit ausgebreiteten Stelzen; B Perithecien von *Phyllactinia corylea* (Pers.) Karst., B<sub>1</sub> Perithecium durch die Stelzen emporgehoben und von der Unterlage losgerissen, B<sub>2</sub>, Gelenkzelle der Stelzen im turgeszenten Zustand (Perithecien liegend, Stelzen flach ausgestreckt), B<sub>3</sub>, Gelenkzelle der Stelze im turgorlosen Zustande, dünne Unterseitenmembran eingedrückt, wodurch sich die Stelze nach unten krümmt und den Fruchtkörper in die Höhe hebt. (A nach Tulasne aus Pfl.fam. 1. Aufl., B nach Neger, B<sub>2-3</sub> Originale.)

klaren Saft und verschiedene Einschlüsse, so Ölkugeln, Kristalle usw. (Lohwag 1938). Ähnliche Gefäßhyphen finden sich auch in anderen Mycelsträngen, so bei *Lepiota acutesquamosa* (Greis 1937). Die Querwände sind hier vielfach nicht aufgelöst, sondern besitzen große Poren, durch die die Ölkugeln, Kristalle usw. transportiert werden können (Fig. 24 A). Die Gefäßhyphen dienen zweifellos einer Erleichterung des Stofftransports über größere Strecken hin, zumal in den Rhizomorphen die Anastomosenbildung sehr beschränkt ist. Sehr große Rhizomorphen, bis zu einem Meter Länge, besitzt der Hallimasch (*Armillaria mellea*). Die Gefäßhyphen weisen in der Regel keine Schnallen auf, oder es sind die Schnallenwände in der Hyphe aufgelöst. Bei *Lenzites* und *Merulius* konnte Falk (1909, 1912) zeigen, wie sich die Markhyphen in den Mycelsträngen zu Gefäßhyphen umwandeln. Besonders mächtig ausgebildete Gefäßhyphen finden sich

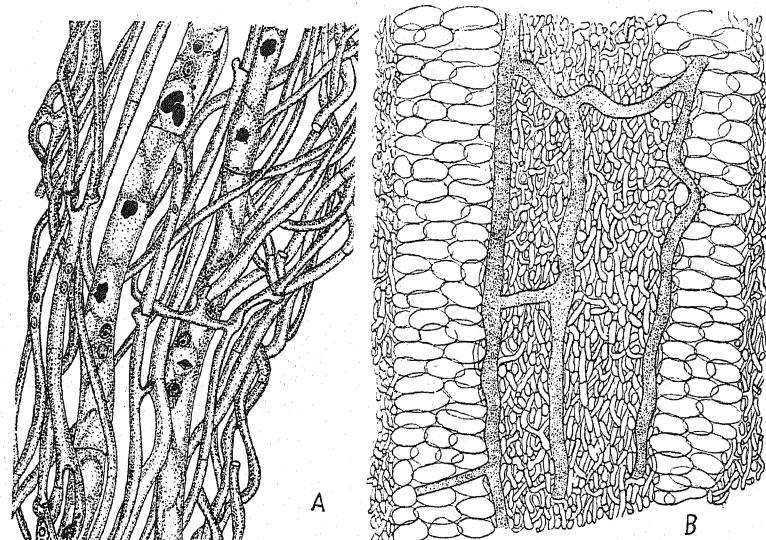


Fig. 24. A Mycelstrang von *Lepiota acutesquamosa* Weinm., mit dicken Gefäßhyphen und dünnen Mantelhyphen; in den Gefäßhyphen Ölkugeln und Kristalle. B Längsschnitt durch den Stiel von *Lactarius rufus* (Scop.) Fr. mit Milchgefäßen im prosoplectenchymatischen Gewebe und Blasenzellen; Milchgefäße durch Anastomosen verbunden. (A nach Greis, B Original.)

in den meterlangen Strängen von *Coniophora cerebella*. Sie unterscheiden sich von denen bei *Merulius* durch das Fehlen der Leisten in den Längswänden; sind aber doch solche vorhanden, so sind sie anders ausgebildet als die von *Merulius*.

**Milchgefäße.** Milchführende Hyphen durchziehen die Fruchtkörperstiele der *Lactarius*-Arten und einiger anderer Pilze (Secotiaceae). Sie sind lange, vielfach verzweigte, bald dünner, bald dickere, oft auch ungleichmäßig dicke Hyphen, die einen trüben, milchartigen Saft führen (Fig. 24 B). Die Milch ist entweder weiß oder irgendwie gefärbt (rot, orange). An der Luft verfärbt sie sich oft (meist blau, grün oder schwärzlich). In den Lamellen der *Lactarius*-Arten findet man rosettenartige Zellgruppen, die ebenfalls Milchsaft enthalten können (sogenannte Sphaerocysten). Ob sie Milchgefäße darstellen, ist unsicher. Sie enthalten anfangs meist zwei Kerne in jeder Zelle. Die Milchgefäße ziehen bei den *Lactarius*-Arten bis in die Lamellen hinein und durchziehen auch die Rosettenbündel. Auch auf Stielquerschnitten sieht man Rosettenbündel von großen dünnwandigen Zellen, die einen klaren Saft enthalten. Die Bündel sind von dünnen und dicht angeordneten Hyphen mantelartig umschlossen. Das Zentrum der Rosetten durchzieht häufig eine Milchhyphe. Im allgemeinen sind die Milchgefäße aber in dem Hyphenmantel, der die Rosetten umgibt, gelagert. Die Milchhyphen sind vielfach durch Anastomosen verbunden. *Corticium seriale* enthält ebenfalls im

Fruchtkörper Milchhyphen, die bis ins Hymenium vordringen. Bei der Gattung *Mycena* durchziehen Milchhyphen den Stiel und enden im Hutgewebe. Die Milchgefäß von *Fistulina hepatica* führen einen dunkelroten Saft, der im Gegensatz zur Milch der *Lactarius*-Arten klar und dünnflüssig ist. Diese Milchhyphen werden als „Farbstoffbehälter“ bezeichnet, sind aber morphologisch von Milchgefäß nicht zu unterscheiden.

**Gloeocystiden.** Diese Hyphen sind ähnlich gebaut wie die Cystiden, doch sind ihre Wände meist nicht verdickt und sie führen im Innern einen ölichen Inhalt. Für die Gattung *Gloeocystidium* sind sie besonders charakteristisch. Ihre Formenmannigfaltigkeit ist groß. *Gloeocystidium pallidum* besitzt nagelförmige Gloeocystiden (Fig. 25 A), bei *Seismosarca alba* sind sie fadenförmig und am Ende kopfig angeschwollen (Fig. 25 B), bei *Gloeocystidium clavuligerum* sind sie keulig. Teils werden sie als Drüsen angesprochen, teils werden sie wahrscheinlich nichts anderes als die Enden von Milchhyphen sein,

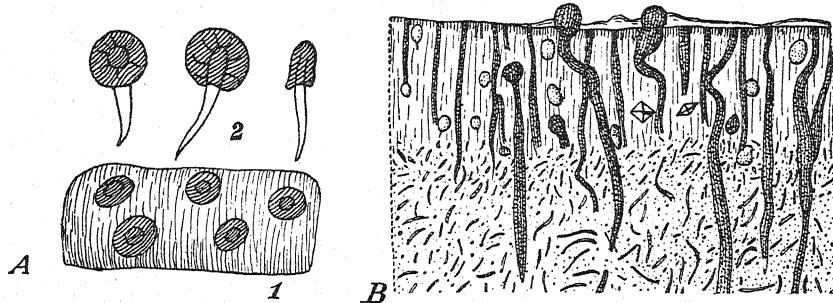


Fig. 25. A *Gloeocystidium pallidum* Bres. Hymenium von oben mit Gloeocystiden (1), und einzelne Gloeocystiden (2); B *Seismosarca alba* (Berk.) Wakef. Schnitt durch das Hymenium mit Gloeocystiden. (A nach Bresadola, B nach Lloyd.)

zumal ja solche bei den *Corticieae* vorkommen. Sie haben große Ähnlichkeit mit den Fettbehältern mancher anderer *Hymenomycetes*, die einen stark lichtbrechenden, eingedickten und kaum mehr flüssigen Inhalt aufweisen. Sie dringen ebenfalls bis in die Hymenien vor und sind dünne Schläuche, keulige Hyphen oder blasige Zellen. Wahrscheinlich sind sie nichts anderes als Gloeocystiden, mit schon völlig eingedicktem Inhalt.

**Haken.** Bei vielen *Ascomycetes* finden sich am Grunde der Ascus eigenartige hakenförmige Gebilde, die sogenannten Haken (Fig. 26). Die Endzelle einer ascogenen Hyphه krümmt sich um, die beiden Kerne wandern in die Krümmung und teilen sich. Dabei werden die Spindeln so orientiert, daß die eine in die Hakenbasis, die andere in die Hakenspitze hereinragt. Die vier entstehenden Kerne werden durch zwei Querwände auf drei Zellen verteilt. Im Hakenbogen werden zwei, in der Hakenspitze und Hakenbasis je ein Kern eingeschlossen. Die zurückgekrümmte Hakenspitze verschmilzt nunmehr mit der Hakenstielzelle und ihr Kern wandert entweder in die Stielzelle, oder der Stielzellkern wandert in die Hakenspitze. Auf diese Weise werden die voneinander getrennten Kerne im Stiel oder in der Spitze wieder vereinigt. Die im Hakenbogen liegenden Kerne ergeben den Ascus-Zygotenkern, indem sie früher oder später verschmelzen. Nach dem Verhalten des Stiel- und Spitzenzernes lassen sich verschiedene Hakentypen unterscheiden. Beim *Pyronema*-Typ (da zuerst bei *Pyronema* gefunden) wandert der Stielkern in die Spitzenzelle, die zu einer kurzen Hyphе auswächst, und die das gleiche Kernteilungsspiel und Hakenbildung wie ihre Mutterzelle aufweist (Fig. 26). Dies wiederholt sich oft mehrmals, so daß ganze Büschel von Haken und Ascis entstehen. Es kann aber mit der zweiten Hakenbildung auch sein Bewenden haben und die auswachsende Spitzenzelle wird ohne weitere Hakenbildung zu einem Ascus. Bei *Sordaria fimicola* kommen weitere Hakentypen vor (Greis 1936, 1938). Der *Sordaria*-I-Typ unterscheidet sich vom *Pyronema*-Typ dadurch, daß in dem Haken keine Querwände ausgebildet werden und so am reifen Ascus von einem Haken überhaupt nichts erkenn-

bar ist, als höchstens eine leichte Anschwellung an der Ascusbasis (Fig. 26). Auch bei diesem Typ wandert der Stielzellkern in die Spitzenzelle hinaus und es können Hakenbüschel entstehen. Von den genannten beiden Typen unterscheidet sich der *Sordaria*-II-Typ dadurch, daß umgekehrt der Hakenspitzenkern stets in die Stielzelle wandert, so sich mit dem dortigen Kern paart und die beiden Kerne funktionslos liegen bleiben, so daß kein weiterer Ascus entsteht (Fig. 26). Querwände fehlen hier in den Haken.

Der *Sordaria*-III-Typ unterscheidet sich vom Typ II nur durch die vorhandenen Querwände in den Haken. Die Querwände schließen gegen den Hakenbogen hin einen stumpfen Winkel ein (Fig. 26). Beim *Sordaria*-IV-Typ, der sonst mit dem Typ III übereinstimmt, schließen die Querwände gegen den Hakenbogen dagegen einen spitzen Winkel ein, da sie sehr weit oben angelegt werden. Dieser Typ IV kommt auch bei *Tuber* vor (Fig. 26). Der *Tuber*-Typ unterscheidet sich von den bisherigen jedoch dadurch, daß nicht nur am Ascusgrunde, sondern auch an anderen Stellen der ascogenen Hyphen (die dem Sexualvorgang ihre Entstehung verdanken; s. Fortpflanzung der Ascomycetes) Haken vorkommen,

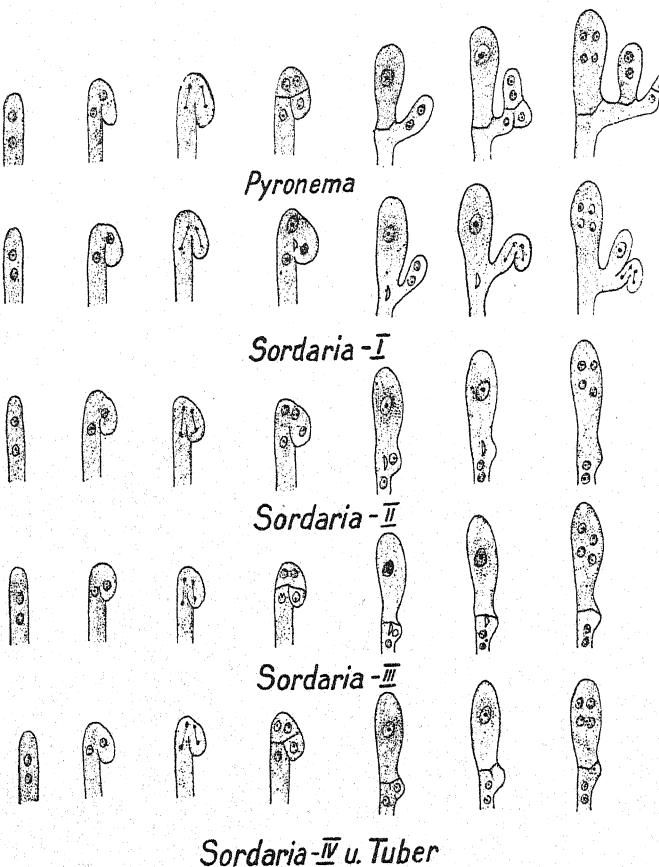


Fig. 26. Verschiedene Hakentypen. Von links nach rechts fortschreitende Entwicklungsstadien bis zum Vierkernstadium des Ascus; einander entsprechende Stadien der einzelnen Typen sind untereinander gezeichnet. (Original, etwas schematisch.)

ähnlich den *Basidiomycetes*-Schnallen (Greis 1938). Auch hier wandert der Hakenspitzenkern in die Basalzelle (wie bei den *Sordaria*-II—IV-Typen). Die Hakenbogen bilden sich aber nun nicht sofort zu Ascis um, sondern sie wachsen zu einer neuen Hyphenzelle aus, an der sich die Hakenbildung wiederholt (Fig. 27). So weisen die ascogenen Hyphen von *Tuber aestivum* und *T. brumale* fast an jeder Querwand einen Haken auf; manche Zellen zeigen dagegen keine Haken, sondern in ihnen teilen sich die beiden Kerne mit parallel gestellten Spindeln. Manche Zellen der ascogenen Hyphen von *Tuber* wachsen seitlich mit einem Fortsatz aus, der zu einem Ascus wird oder der zu einer sekundären ascogenen Hyphé weiterwächst. Die *Tuber*-Haken weisen sehr viel Ähnlichkeit mit den *Basidiomycetes*-Schnallen auf. Da die jungen ascogenen Hyphen zunächst einzellig sind und erst später sich in einzelne Zellen unterteilen, und zwar unter Haken-

bildung, so können die betreffenden Haken von den Schnallen der *Basidiomycetes* nicht mehr unterschieden werden. Sie entstehen in genau der gleichen Weise, indem sich aus der Hyphe seitlich ein Henkel ausstülpt, der sich nach rückwärts (entgegen der Wachstumsrichtung der Hyphe) krümmt und mit der Mutterhyphe wieder in Verbindung tritt. Dabei entsteht im Bereich des Henkels in der Mutterhyphe eine Querwand, ebenso am Henkelansatz, wie bei den *Basidiomycetes*-Schnallen auch.

**Die Schnallen.** Die Haken der *Tuber*-Arten leiten zu den Schnallen der *Basidiomycetes* über. Wo die *Tuber*-Haken interkalar an den älteren ascogenen Hyphen entstehen, sind sie überhaupt nichts anderes als Schnallen. Die Schnallenbildung der *Basidiomycetes* verläuft so, daß an einer interkalaren Stelle einer dikaryotischen Hyphe seitlich ein kurzer Auswuchs entsteht, der sich entgegen der Wachstumsrichtung der Hyphe zurückkrümmt und sich wieder mit der Mutterhyphe unter Bildung eines mehr oder minder deutlichen Henkels vereinigt. Das zytologische Geschehen ist das gleiche wie bei der Hakenbildung. An der Ausstülpungsstelle des Henkels liegen die beiden Kerne der Zelle, die in synchrone Teilung eintreten. Dabei wird die eine Spindel so orientiert, daß sie parallel zur Mutterhyphe in dieser verläuft, die andere aber so, daß sie in den Henkel hineinragt. Die vier entstandenen Kerne werden durch zwei Querwände getrennt. Zwei Kerne bleiben in der Mutterhyphe, und zwar apikalwärts, einer basalwärts liegen, der vierte wandert in den Henkel hinein. Zwischen den beiden Apikal- und dem Basalkern tritt eine Wand auf, ebenso wird der Henkel durch eine Wand abgegrenzt (Fig. 28). Die apikale Zelle wächst inzwischen weiter und die Schnallenbildung wiederholt sich. Die beiden anderen Zellen, die Basal- und Henkelzelle, treten an der Henkelspitze in Verbindung, der Henkelkern wandert in die Basalzelle hinüber und die beiden Kerne bleiben funktionslos liegen, oder die Zelle kann zu einer weiteren schnallenträgenden Hyphe lateral auswachsen. An der Basidenbasis findet sich bei vielen *Basidiomycetes* ebenfalls eine Schnalle. Bei einigen *Basidiomycetes*, so bei *Corticium varians* und *Hypholoma fasciculare*, kann der Basalzellkern in den Henkel wandern und der Henkel zu einer neuen Basidie, oder zu einer Pseudoparaphysen auswachsen, also ähnlich wie bei der Hakenbüschelbildung, mit der die Schnallenbildung zytologisch völlig übereinstimmt. Die Schnallen der *Basidiomycetes* kommen (mit Ausnahme einiger unsicherer Fälle, wo sie auch am haploiden Mycel beobachtet wurden) nur an den dikaryotischen Hyphen vor (vgl. Fortpflanzung der *Basidiomycetes*), ebenso kommen die Haken der *Ascomycetes* nur an den ascogenen Hyphen vor. Die Haken wie die Schnallen treten nur auf, sobald durch irgendeinen Sexualvorgang eine Kernpaarung stattgefunden hat.

Bei einigen *Basidiomycetes* kommen an ein und derselben Stelle nicht nur eine, sondern mehrere Schnallen vor, und man spricht von Wirtelschnallen, so bei *Conio-*

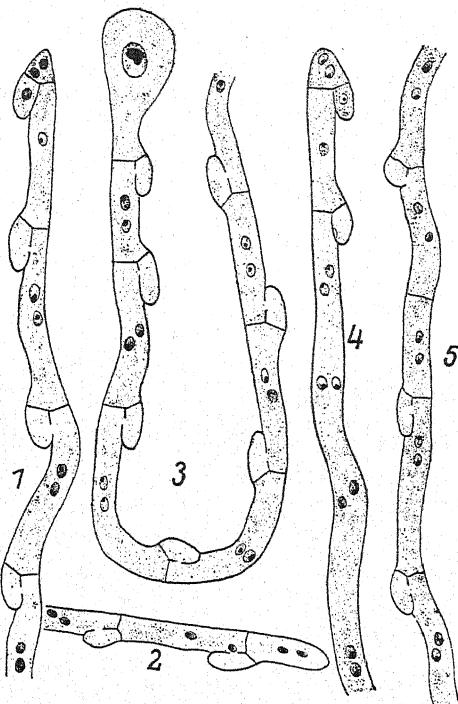
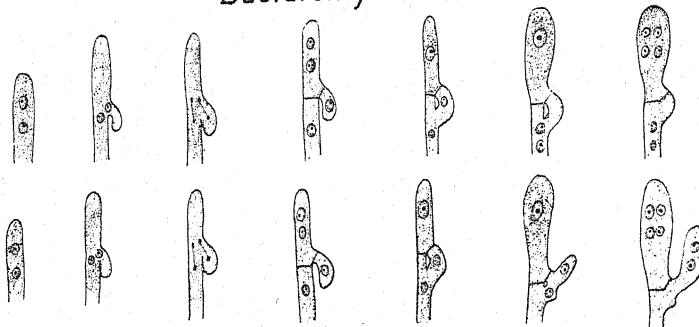


Fig. 27. Ascogene Hyphen von *Tuber aestivum* Fr. (1-3) und *T. brumale* var. *melanoporum* Vitt (4-5). Die ascogenen Hyphen zeigen fast an jeder Wand einen Haken; junge ascogene Hyphen sind anfangs vielkernig, dann setzt Zellbildung ein unter Hakenentwicklung (4). (Nach Greis.)

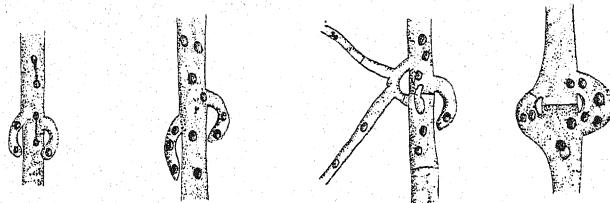
*phora cerebella, Stereum hirsutum*. Hier entstehen rings um die Hyphe zwei bis fünf Schnallen. Die Hyphenzellen sind mehrpaarkernig (Greis 1938). Hier stehen die Schnallenbildungen mit der Kernteilung in keinem Zusammenhang, wenigstens nicht in der Weise, daß die Kernteilung nur bei Schnallenbildung stattfinden könnte. Manchmal beteiligt sich an der Schnallenbildung nur ein Kern, oder es wandern zwei oder mehr Kerne in den Schnallenhenkel, oder dieser erhält überhaupt keinen Kern (Fig. 28).

Hinsichtlich der Bedeutung der Haken und Schnallen haben sich verschiedene Meinungen herausgeprägt, die sich mehr oder minder schroff gegenüberstehen.

### *Basidiomyceten - I*



### *Basidiomyceten - II*



### *Wirtelschnallen (Coniophora)*

Fig. 28. Verschiedene Schnallentypen bei *Basidiomycetes*; vgl. das unter Fig. 26 Gesagte. (Originale, etwas schematisiert.)

Man hat bisher in beiden Bildungen einen besonderen Mechanismus der Kernverteilung gesehen. Durch die eigenartige Trennung der Kerne sollte vermieden werden, daß zwei gleichgeschlechtige Kerne in ein und dieselbe Hyphenzelle gelangen. Diese Ansicht befriedigt nicht, da es viele *Asco-* und auch *Basidiomycetes* gibt, die keine Haken oder Schnallen aufweisen, und bei denen doch die richtige Kernverteilung gewährleistet ist. Martens (1932) suchte daher nach einer anderen Erklärung und ist der Ansicht, daß die beiden Bildungen dann für eine Kernteilung notwendig würden, wenn die Hyphen im Verhältnis zur Kerngröße sehr englumig sind und die beiden Paarkerne nebeneinander keinen Platz hätten. In diesem Falle krümme sich bei den *Ascomycetes* die Endzelle der Hyphe zur Basalzelle zurück (die Kerne teilen sich hintereinander, z. B. bei *Peziza catinus*) und die beiden getrennten, verschiedengeschlechtigen Kerne würden so wieder vereinigt. Bei der Schnalle würde durch den Henkel eine Ausweichstelle geschaffen, so daß eine synchrone Kernteilung und richtige Kernanordnung möglich würde. Es sei erwähnt, daß bei *Peziza catinus* sich die Endzelle mit dem vierten Kern nicht zurückkrümmt, sondern der Kern durch eine Querwand abgegrenzt wird und nur die

beiden mittleren Kerne an der Ascusbildung teilnehmen, während der obere und untere funktionslos liegen bleiben. Noble (1937) fand, daß bei *Typhula Trifolii* Schnallen nur an englumigen Hyphen entstehen, nicht aber an weitlumigen, und schließt sich der Auffassung Martens' an. Demgegenüber ist zu betonen, daß sich an einer größeren Zahl von *Basidiomycetes* und *Ascomycetes* nachweisen ließ (Greis, ined.), daß auch englumige Hyphen vielfach keine Schnallen aufweisen, umgekehrt weitlumige, bei denen die beiden Kerne gut nebeneinander Platz hätten, Schnallen aufzeigen. Bei der Durchsicht der Literatur auf Zeichnungen, die die einzelnen Autoren über Schnallen und Haken angefertigt haben, zeigt sich immer wieder, daß in vielen Fällen ein Zusammenhang zwischen Zellumen und Kerngröße nicht vorhanden ist. *Tulostoma* (Greis 1937) schiebt bei der Kernteilung in den Basidien und in den Hyphen die beiden Kernspindeln aneinander vorbei, so daß trotz der Englumigkeit der Hyphen und der Größe der Kerne letztere normal verteilt werden. Bei vielen *Asco-* und *Basidiomycetes* fehlen Haken und Schnallen überhaupt, obwohl ihre Hyphen oft sehr englumig sind. Auch hier wird ohne Haken oder Schnallen eine richtige Kernteilung und Kernverteilung gewährleistet. Lohwag (1927) hält die Haken für eine Wiederholung der Krümmungstendenz der Ascogone, wobei zu bemerken ist, daß es viele *Ascomycetes* gibt, deren Ascogone nicht gekrümmt sind, und bei denen trotzdem Haken vorhanden sind, umgekehrt solche, die gekrümmte Ascogone, aber keine Haken besitzen. Die Ansicht befriedigt daher ebenfalls nicht.

Kniep (1913, 1915, 1918) war der Ansicht, daß die Schnallen den Stoffaustausch zwischen den Zellen erleichtern sollen. Doch befriedigt auch diese Ansicht nicht, da die Schnallen an jungen Zellen entstehen und außerdem die Schnallen sofort nach ihrer Bildung wieder durch eine Querwand von der Haupthyphie abgeschlossen werden und daher für den Stoffaustausch nur die Zeit der Schnallenbildung in Frage käme. Im Gegenteil wird durch die Schnalle die Zelle in zwei Zellen zerteilt, also der Stoffaustausch erschwert.

Die Schnallen scheinen viel wahrscheinlicher überhaupt keine Funktion mehr auszuüben, sondern lassen sich als phylogenetische Überbleibsel erklären (Greis 1937, 1938). Wir haben schon gesehen, daß sich die Schnallen aus den Haken herleiten und daß bei *Tuber* beide Gebilde an der gleichen Hyphe vorkommen: an der wachsenden Spitze die Haken und an den interkalar entstehenden Querwänden Schnallen. Bei *Tuber* erreichen die Haken räumlich die größte bisher beobachtete Ausdehnung. Die ursprünglichsten Haken finden sich bei niederen *Ascomycetes*. Die Ursache der Hakenentstehung der *Ascomycetes* ist noch unklar. Es ist möglich, daß ihr Auftreten mit der Raumfrage in den Perithecien, z. B. der *Erysiphaceae*, zusammenhängt. So finden wir hier, wo die Ascii noch unregelmäßig angeordnet sind, noch keine Haken. Bei einigen Formen deutet sich aber das Bestreben an, die Ascii in Palisaden anzurichten, und, faßt man die Haken als Vermehrungsorgane der Ascii auf, worauf die Büschelbildung, die bei den *Ascomycetes* häufig vorkommt, hinweisen dürfte, so ließe sich gut vorstellen, daß durch die Haken eine Palisadenbildung bei den Ascii eher gewährleistet wird als ohne Haken. Doch ist auch damit das Problem der Hakenentstehungsursache nicht geklärt. Anderseits müssen die Haken in irgendeiner Beziehung zur Dikaryophase stehen, da sie hier ausschließlich vorkommen. Betrachtet man die Haken als Vermehrungsorgane für die Ascii, so würde sich verständlich machen lassen, daß bei Formen, die eine ausgedehnte Dikaryophase aufweisen, wie z. B. *Tuber*, die Haken überflüssig geworden sind. Es ist daher die Büschelbildung (zum Zwecke der Vermehrung der Ascii bzw. der ascogenen Hyphen) ebenfalls nicht mehr notwendig, da an der viel ausgedehnteren Dikaryophase die Zahl der Ascii durch normale Verzweigung ohnehin gewährleistet ist, und der Hakenspitzenkern wandert in die Basalzelle zurück, wodurch das Gleichgewicht der Zelle wieder hergestellt ist, aber ein weiteres Auswachsen der Hakenspitzenzelle und die Bildung einer neuen ascogenen Hyphe oder eines Ascus nicht mehr erfolgen. Damit wäre aber aus dem Haken automatisch eine Schnalle geworden, die als überflüssiges Organ, als erbliches Relikt, noch ausgebildet wird, aber schon sehr labil in ihrem Auftreten geworden ist und sich z. B. bei submerser Mycelkultur völlig unterdrücken läßt. Daraus würde sich auch erklären lassen, warum bei vielen *Basidiomycetes* keine Schnallen mehr ausgebildet werden, oder bei manchen die Schnallen nur am Mycel vorkommen, im Fruchtkörper

aber ganz oder teilweise fehlen können, z. B. im Hut oder im Stiel, oder im Hymenium, oder an der Basis der Basidien (vgl. hierzu Greis 1938). Das Problem der Schnallen lässt sich so lösen, nicht völlig aber ist die Ursache des Auftretens der Haken bei den *Ascomycetes* geklärt. (Vergl. auch Fig. 131 und das dort Gesagte!)

### Die Sporen und Sporeenträger.

Unter Sporen versteht man ein- oder wenigzellige Hyphenstücke oder Plasmabildungen, die nackt oder von einer Wand umgeben sind und am Mycel oder auf besonderen Fruchtkörpern gebildet werden. Sie dienen zur Ausbreitung der Individuen oder zur Arterhaltung über ungünstige Zeiten und sind im letzteren Falle als Dauersporen ausgebildet. Sie werden entweder äußerlich an bestimmten Trägern abgegliedert und man nennt sie dann **Exosporen**, oder sie entstehen im Innern von bestimmt gestalteten Behältern und sie heißen dann **Endosporen**. Die Träger, die die Sporen äußerlich abschnüren und dabei eine ausgeprägte Form aufweisen, nennt man **Konidienträger** oder **Basidien**, je nach der Form der Sporen, die sie hervorbringen. Die Behälter,

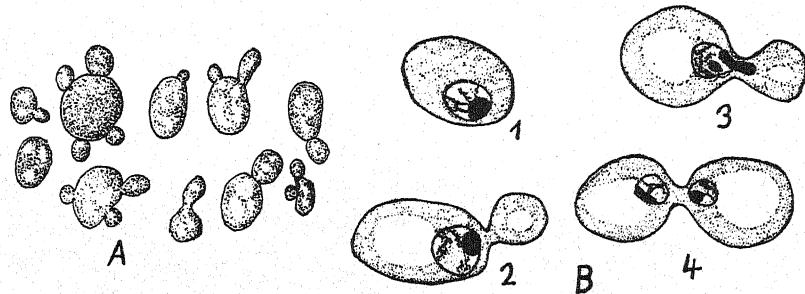


Fig. 29. Sproßzellenbildung bei Hefen. A sprossende Hefen von *Saccharomyces cerevisiae*; B Kernerteilung bei der Sproßzellenbildung von *Sacch. cerevisiae*. Der Kern soll sich „amitotisch“ durch schnüren (?). (A Original, B nach Guilliermond.)

die Endosporen hervorbringen, werden als **Sporangien**, **Asci**, **Oogonien** usw. bezeichnet, je nachdem sie Sporangiosporen oder Ascosporen oder Eier hervorbringen (über letztere siehe Fortpflanzung). Daneben gibt es noch Sporen, die nicht an oder in bestimmt gestalteten Trägern oder Behältern gebildet werden, sondern an Mycelhyphen, und solche, die durch Zerfall der Hyphen in ihre Zellen aus den Zellen direkt gebildet werden. Es gibt bewegliche Sporen und unbewegliche. Die beweglichen, ungeschlechtlichen nennt man **Zoosporen**, die unbeweglichen, ungeschlechtlichen **Sporangiosporen**.

**Oidien.** Die einfachste Sporenform sehen wir in den Oidien verwirklicht, die weiter nichts darstellen, als aus dem Verbande losgelöste Zellen oder Zellstücke. Sie sind meist nicht gefärbt, zartwandig, eiförmig oder rundlich und stets einzellig. Sie werden sowohl am haploiden wie am dikaryotischen Mycel gebildet, als Nebenfruchtformen, die nur der Vermehrung des Individuums während der Vegetationszeit dienen, nicht aber zum Überdauern ungünstiger Zeiten. Die Oidien entstehen dadurch, daß die Hyphen in Überdauern ungünstiger Zeiten. Die Oidien entstehen dadurch, daß die Hyphen in ihre einzelnen Zellen zerfallen, die sich abrunden. Bei manchen Pilzen, so bei *Monilia*, kann das gesamte Mycel in Oidien zerfallen (Fig. 1). Das sonst aus langen Zellen bestehende Mycel schreitet plötzlich zur Ausbildung kurzer Zellen, die aus dem Hyphenverband herausbrechen, sich selbstständig machen und zu neuen Mycelien auskeimen, die ihrerseits sofort wieder in Oidien zerfallen können. Auch die Gattung *Torula* besitzt ausgesprochene Neigung zur Bildung von Oidien. Auch bei den Hauptfruchtmycelien der *Ascomycetes* kann das Mycel zur Bildung von Oidien schreiten (z. B. *Sordaria fimicola*). Die Oidien enthalten ein oder mehrere Kerne, je nach der Kernzahl der Hyphenzellen der betreffenden Art. Die Oidien des dikaryotischen Mycels, die selten in Erscheinung treten, besitzen ein oder mehrere Kernpaare, doch kann sich die Paarigkeit verlieren.

**Sproßzellen.** Zu den Oidien stehen die Sproßzellen (auch oft Sproßkonidien genannt) der Hefen und mancher *Taphrinales* in naher Beziehung. Doch verläuft ihre Bildung anders. Bei den Hefen und den hefeähnlichen *Monilia*-Mycelien sprossen apikal oder seitlich kurze Aussackungen hervor, die sich abrunden und von der Mutterzelle oder -Hyphe abfallen (Fig. 29). Vor dem Abfallen grenzen sich Mutter- und Tochter-

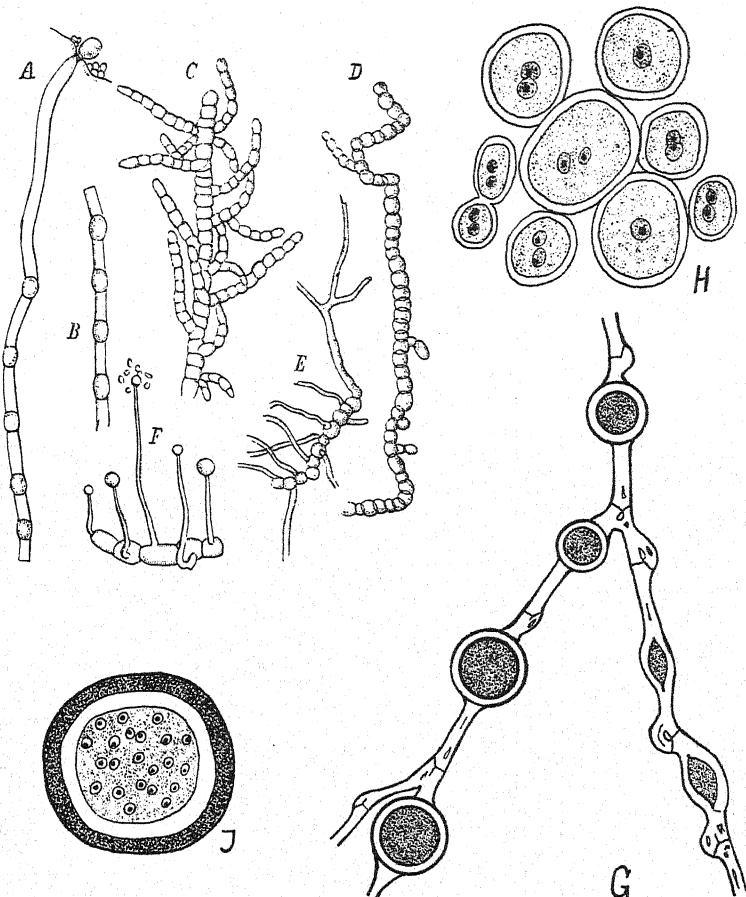


Fig. 30. A—F *Mucor racemosus* Fres. A Gemmenbildung in einem Sporangienträger, B ebenso in einem Mycelfaden, C und D Bildung der sog. „Kugelhefen“, E und F Keimung der „Kugelhefen“. G Chlamydosporenbildung in einem Mycelfaden von *Ustilago Vujckii* Oudem. et Beyerinck. Hyphen mit Schnallen. H Chlamydosporen von *Taphrina deformans* (Berk.) Tul., mit Kernpaaren, die z. T. verschmelzen oder schon verschmolzen sind. I Chlamydospore von *Protomyces pachydermus* Thuem. (A—F nach Brefeld, H Original, I nach v. Büren.)

zelle durch eine Wand ab. Die Sproßzelle schreitet nun ihrerseits ebenfalls zur Sproßzellenbildung (bei den *Saccharomyces*-Arten), oder sie wächst zu einem vergänglichen Mycel heran, das wieder Sproßzellen oder Oidien bildet (*Monilia*). Besonders lebhaft ist die Sproßzellenbildung in Mangelkulturen, in denen bestimmte notwendige Stoffe fehlen. Bei den Hefen ist sie die eigentliche vegetative Vermehrungsform. Die „Kugelhefen“ mancher *Mucor*-Arten sind keine Sproßzellen, sondern Oidien (Fig. 30 C—F). Bei der Sproßzellenbildung findet eine Kernteilung statt, die nach manchen Angaben

amitotisch verlaufen soll, wobei sich der Kern einfach durchschnüre, was aber kaum zutreffen dürfte (Fig. 29 B).

**Gemmen.** Die Gemmen unterscheiden sich von den Oidien nur durch die Beschaffenheit der Membran, die stets stark verdickt und vielfach dunkel gefärbt ist. Sie sind Dauersporen, die auch härteste Bedingungen ohne Schädigung überdauern. Wie die Oidien entstehen sie durch Zerfall der Hyphen in ihre Zellen, oder von Zellen in mehrere Teilstücke (Fig. 30 A, B). Bei der Bildung verliert das Zellplasma Wasser und die stark verdickte Membran läßt meist mehrere Schichten erkennen. So umgeben sich die Hyphenzellen des *Sordaria*-Mycels bei Erschöpfung des Nährbodens mit einer derben Membran, die sich dunkelbraun verfärbt; sie runden sich ab und brechen aus dem Hyphenverband heraus. Unter günstigen Ernährungsverhältnissen keimen sie wieder zu einem neuen Mycel heran.

**Chlamydosporen.** Die Chlamydosporen sind ein Sonderfall der Gemmen. Sie unterscheiden sich von den Gemmen dadurch, daß sie stets der Dikaryophase angehören. Die Entstehungsweise kann die gleiche sein wie bei den Gemmen; in anderen Fällen entstehen sie aber am Rande von Hyphen und nicht interkalar durch Hyphenzerfall. In den Einzelheiten lassen sich kleinere Abweichungen in der Bildung feststellen. Chlamydosporen kommen bei den *Taphrinales*, *Uredinales*, *Ustilaginales* und *Protomycetes* vor, fehlen aber auch nicht bei den *Auriculariales*. Sie sind bei den einzelnen Familien mit verschiedenen Namen belegt. Stets hängen sie mit der geschlechtlichen Fortpflanzung aufs engste zusammen. Es wäre zweckmäßig, bei der Namengebung hierauf Rücksicht zu nehmen und als Gemmen ungeschlechtliche Dauerzellen, die der Haplophase angehören, zu bezeichnen, die dikaryotischen Dauerzellen dagegen unter den Chlamydosporen unterzubringen. Wie wir später noch eingehender zeigen werden, sind die Hypoasci und Hypobasidien, soweit sie sklerotisiert sind, ebenfalls Chlamydosporen.

Die Chlamydosporen von *Taphrina* entstehen in der Weise, daß die interzellulär parasitierenden dikaryotischen Hyphen interkalar anschwellen und die Anschwellungen sich mit einer derben Membran umgeben. Die *Taphrina*-Chlamydosporen sind in der Jugend zweikernig, die Kerne zu Paaren angeordnet. In der reifenden Chlamydospore findet Karyogamie statt und aus der reifen Chlamydospore geht ein Ascus hervor, in dem die Reduktionsteilung stattfindet (s. Ascus) (Fig. 30 H). Ähnlich in der Entstehung verhalten sich die Chlamydosporen von *Protomyces*, nur geht aus ihnen nicht ein einfacher Ascus hervor, sondern ein sogenannter „Synascus“ (s. Fortpflanzung) (Fig. 30 J).

Bei den *Ustilaginales* entstehen die Chlamydosporen, die sog. Brandsporen, entweder endständig an Hyphen (bei *Entyloma*) oder interkalar (*Ustilago*). Bei den letzteren verzweigen sich die Hyphen stark, und die Seitenhyphen weisen stark verquollene Membranen auf. Die Hyphen werden perlschnurartig zergliedert; die Anschwellungen umgeben sich mit einer derben Membran und werden durch den Zerfall der Hyphen frei (Fig. 30 G). Nach einer Ruheperiode, meist im nächsten Frühjahr, keimen die Chlamydosporen oder Brandsporen zu Basidien aus; manche sind schon nach ihrer Bildung keimfähig.

Die Uredosporen und Teleutosporen der *Uredinales* sind ebenfalls Chlamydosporen, die an besonderen Hyphen endständig abgeschnürt werden. Auch diese Sporen sind Dauersporen, die den Winter überdauern. In den Uredosporen findet normalerweise keine Kernverschmelzung statt, außer bei solchen Formen, die keine Teleutosporen ausbilden und wo die Uredosporen deren Stelle einnehmen. In den Teleutosporen findet stets Karyogamie statt, außer bei einigen parthenogenetischen Formen, die aber eine Ausnahme darstellen (siehe Fortpflanzung). Wenn in den Uredosporen Karyogamie stattfindet, so keimen sie wie die Teleutosporen mit einer Basidie aus, andernfalls mit einem Mycel. Beide Sporen gehören der Dikaryophase an.

Chlamydosporen sind auch die sklerotisierten Hypobasidien mancher *Auriculariales*, besonders in der Familie der *Cystobasidiaceae* (s. Basidien).

**Zoosporen und Zoosporangien.** Bei den niederen *Phycomycetes* und den *Archimycetes* werden in besonderen Behältern bewegliche Sporen ausgebildet, die sich mit einer oder zwei Geißeln fortbewegen. Man nennt sie Zoosporen und die Behälter

**Zoosporangien.** (Manchmal können sich auch Zoosporen als Gameten verhalten, indem sie paarweise verschmelzen. Die Behälter heißen dann entsprechend Gametangien. Die Gameten können gleich groß sein, oder einer ist größer als der andere und man unterscheidet sie dann als Micro- und Macrogameten oder als männliche und weibliche Gameten. Ist der weibliche Gamet größer und unbeweglich, so nennt man ihn Ovum (vgl. Fortpflanzung); die männlichen Gameten werden dann oft als Spermatozoiden bezeichnet und die Behälter als Spermatangien; die aus dem Ei hervorgehenden Sporen nennt man Oosporen).

Die Zoosporen sind die allgemeine ungeschlechtliche Fortpflanzungsform der niederen *Phycomycetes* und der *Archimycetes* (die aber nicht mehr zu den *Eumycetes* gehören). Bei den Pilzen kommen sie vor in den Ordnungen der *Chytridiales* und *Oomycetes*; bei den höheren *Phycomycetes* finden wir an ihrer Stelle Sporangiosporen und Konidien. Zoosporen können nur dann vorkommen, wenn die ungeschlechtliche Fortpflanzung an das Wasser gebunden ist, nicht aber bei den landbewohnenden Formen. Da die Zoosporen der *Archimycetes* mit denen der niederen *Phycomycetes* übereinstimmen, so seien sie in kurzen Zügen angeführt.

Bei den *Olpidiaceae* entsteht das kugelige Zoosporangium durch Umbildung des gesamten Vegetationskörpers. Die Zoosporen werden aus den Sporangien durch ein Loch entlassen, wie bei *Olpodium Viciae* (Fig. 31 A), oder durch einen besonderen Entleerungshals, wie bei *Olpodium Brassicæ*. Bevor die Zoosporen in eine Wirtszelle einwandern, umgeben sie sich auf der Außenseite der Epidermis mit einer Membran und dringen dann mit einem Keimschlauch in die Epidermis ein, wobei sie diese durchbohren (enzymatisch?). In dem nackten Protoplasten erfolgen in der Wirtszelle Kernteilungen und der mehrkernige Protoplast umgibt sich mit einer Membran, womit er zum Zoosporangium wird.

Der Vegetationskörper der *Synchytriaceae* wandelt sich nicht mehr unmittelbar in ein Zoosporangium um, sondern zerfällt bei der Zoosporangiumbildung in eine Anzahl Sporangiumanlagen, die fest verbunden nebeneinander in der Wirtszelle liegen und deren Gesamtheit als Sporangiensorus bezeichnet wird. Im Gegensatz zu der vorigen Familie umgeben sich die in die Wirtszelle eindringenden Zoosporen nicht mit einer Membran, sondern werfen lediglich ihre Geißeln ab. In der Wirtszelle bildet sich jede Zoospore zu einem Prosorus (Initialzelle) um, indem sie sich mit einer zweischichtigen Membran umgibt (Endo- und Exospor). Das Endospor ist dünnwandig, das Exospor dickwandig und vielfach auch gefärbt. Der Kern des Protoplasten macht einen Reifungsprozeß durch, wobei Chromatin ausgestoßen werden soll (?). Hierauf wird das Exospor durch einen schnabelartigen Fortsatz des Endospors durchbrochen und der Protoplast tritt in die inzwischen abgestorbene Wirtszelle hinaus. Unter wiederholter Kernteilung zerfällt das Plasma in mehrere Portionen, die sich mit einer Membran umgeben und zu Zoosporangien werden, in denen zahlreiche Kernteilungen stattfinden (bis zu 300 Kerne). Die Wirtszellen sind um die Infektionsstellen zu einem Tumor angeschwollen. Durch Druck der Tumorzellen auf den Sporangiensorus werden die einzelnen Zoosporangien frei und entlassen die Zoosporen durch die desorganisierte Wirtszelle ins Freie (Fig. 31 B).

Die Zoosporen der *Plasmodiophoraceae* sind amöboid und vereinigen sich vor dem Eindringen in die Wirtszellen häufig zu größeren, plasmodienähnlichen Massen, wobei ihre Zellen jedoch im Gegensatz zu den echten Plasmodien nicht verschmelzen. Über den Kernphasenwechsel herrscht noch Unklarheit.

Ähnlich wie bei den *Olpidiaceae* verhalten sich die Zoosporen der *Woroninaceae*. Sie wandeln sich unter lebhafter Kernteilung in Sporangien um und entlassen die einkernigen Zoosporen durch halsartige Fortsätze ins Freie. Bei *Woronina polycystis* (Fig. 31 C) sind die Sporangien dickwandig (sog. Sporangiocysten), die zu Haufen zusammenliegen (Cystosorus) und alle aus einem einzigen Protoplasten hervorgegangen sind. Bei *Rozella* werden die Tochterindividuen, die von einer Zoospore abstammen, durch die Zellteilung der Wirtspflanzen in größere Haufen getrennt. Die Sporangienwand ist mit der Wirtszellwand unzertrennbar verwachsen. Die Zoosporen werden durch Zerkleinerung des wandständigen Plasmas bei der Sporangiumkeimung gebildet und durch eine Mündungspapille entlassen.

Bei den niederen *Chytridiales* unter den *Phycomyces* wandelt sich der ganze Vegetationskörper in ein Zoosporangium um (Holokarpie); bei den höheren Formen bleibt

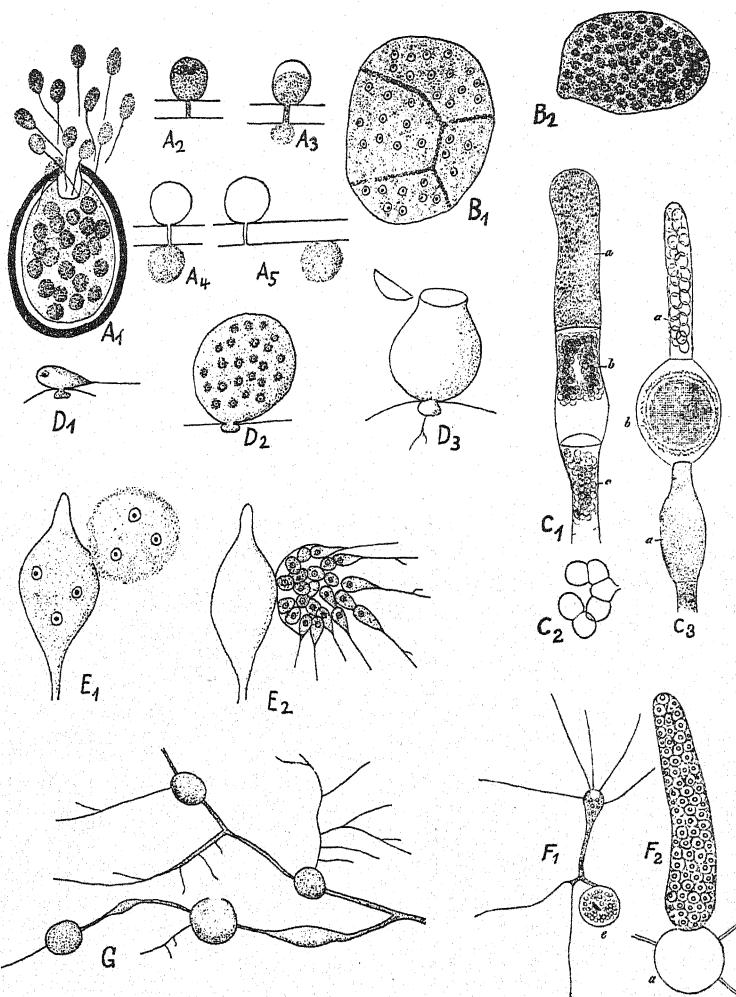


Fig. 31. *A Olpidium Viciae* Kus. *A<sub>1</sub>* Zoosporangium mit austretenden Zoosporen; *A<sub>2</sub>-<sub>5</sub>* in die Wirtszelle eindringende Zoospore. *B Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Pers. *B<sub>1</sub>* Sporangiumssorus, *B<sub>2</sub>* reifes Sporangium mit Zoosporen. *C Woronina polycystis* Cor. *C<sub>1</sub>* junge (*a*) und reife (*b*, *c*) Zoosporangien; *C<sub>2</sub>* Zoosporangien mit leeren Zoosporangien; *C<sub>3</sub>* Zoosporangien in verschiedener Reife (*a*) und Dauerspore (*b*). *D Zygorrhizidium Willei* Loew. *D<sub>1</sub>* in die Wirtszelle verankert; *D<sub>2</sub>* reifes Sporangium mit abgeworfenes Deckel. *E Sporophycis rostrata* Serb. *E<sub>1</sub>* Keimblase mit Kernen aus dem Zoosporangium austretend; *E<sub>2</sub>* geplatzte Keimblase mit unbeweglichen Sporen (Akineten), die Rhizoiden entsenden. *F Polynphagus Euglena* (Ball.) Now. *F<sub>1</sub>* Keimschlauch mit Zoosporen getrieben. *G Cladochytrium tenuum* Now. Mycel mit Sammelzellen (junge Zoosporangien). (*A* nach Kusanow, *B* nach Curtis, *C* nach Corru, *D* nach Löwenthal, *E* nach Serbinow, *F*, *G* nach Nowakowski.)

die Zoosporangiumbildung auf einen bestimmten Teil des Vegetationskörpers beschränkt (Eukarpie). Die eingeklebigen Zoosporen werden durch ein Loch oder durch einen Entleerungshals aus dem Zoosporangium entlassen. Bei *Zygorrhizidium* werden die Zoo-

sporen durch Öffnung eines Deckels am Sporangiumscheitel entleert (Fig. 31 D); *Harpochytrium* bildet zylindrische Zoosporangien aus.

*Sporophlyctis* entläßt unbewegliche Sporen, sogenannte Akineten. Bei der Reife des Zoosporangiums tritt aus dem Sporangium (dem Akinetangium) der Plasmainthalt in eine Blase hinaus und zerklüftet sich hier erst zu den Akineten, worauf die Blase zerrißt und die Akineten ins Freie gelangen (Fig. 31 E).

Die eingeißeligen Zoosporen von *Polyphagus Euglenae* (Fig. 31 F) umgeben sich bald nach der Entleerung mit einer Membran und schwollen stark an. Aus der Membran entspringen Rhizoiden, mittels deren die Euglenen befallen werden. Gegen die Reife hin vergrößert sich der ganze Vegetationskörper stark und bildet sich zu einem etwa 0,3 mm großen Schlauch um, ähnlich wie auch bei der Dauersporeneimung (siehe Fortpflanzung). In dem Schlauch finden zahlreiche Kernteilungen statt (einige hundert Kerne) und das Plasma zerklüftet sich zu einkernigen Zoosporen, die durch Zerfall des apikalen Teils des Schlauches ins Freie gelangen. Der Schlauch stellt das Zoosporangium dar.

Die jungen Pflänzchen von *Macrochytrium botrydoides* sind auf dem Substrat mit starken Rhizoiden verankert. Am apikalen Teil gliedert sich eine große Zelle ab, die zum Zoosporangium wird und durch Abwerfen eines Deckels die Zoosporen entläßt.

Das sehr zarte Mycel von *Cladocytrium* (Fig. 31 G) zeigt an manchen Stellen Anschwellungen, sogenannte Sammelzellen, die sich zu Zoosporangien umwandeln. Die Sammelzelle wird entweder als Ganzes zu einem Zoosporangium, oder sie teilt sich in zwei Zellen, deren jede für sich zu einem Zoosporangium wird. Durch einen Entleerungshals gelangen die zunächst zu einer Kugel vereinigten Zoosporen ins Freie. Unter Umständen unterbleibt die Ausbildung von Zoosporen und die Sammelzellen keimen mit einem Keimschlauch aus.

Die Zoosporangien von *Physoderma* sind als Dauerzellen ausgebildet und entlassen nach Abwerfen eines Deckels bis zu 50 Zoosporen. Die Zoosporen werden aber nicht unmittelbar aus dem Sporangium entlassen, sondern gelangen in eine Keimblase, die vom Endospor gebildet wird. Außerhalb des Zoosporangiums zerrißt die Blase und die Zoosporen werden frei. Die Dauersporangien entstehen aus Sammelzellen an dem feinfädigen Mycel.

Bei *Amoebochytrium* kommt es vor, daß die amöboiden Zoosporen, die geißellos sind, nicht auskriechen. In diesem Falle keimen die Sporen mit einem Keimschlauch. Auch hier entstehen die Sporangien aus Sammelzellen.

Der in die Wirtszelle eindringende Keimschlauch der Zoosporen von *Urophlyctis alfaiae* schwollt zu einer mehrkernigen Sammelzelle an, die in Segmente aufgeteilt wird (Fig. 32 A). Die Segmente wachsen mit einer langen Hyphe aus, die am Ende zu einer neuen Sammelzelle anschwillt. Dies kann sich mehrmals wiederholen. Die reifen Sammelzellen tragen einen Kranz von kurzen Anhängseln. Die Achse der Büschelfäden schwollt blasig an und der Sammelzelleninhalt tritt in sie ein. Die Blase trägt ebenfalls einen Kranz von kurzen Anhängseln. Sie fällt ab und wird zur Dauerzelle. In ihr entstehen später mehrere Sporangien, die durch Zerfall der Dauerzellenwand frei werden. Die Dauerzelle ist als Cystosorus zu bezeichnen. Die Zoosporangien entlassen durch einen kurzen Hals die Zoosporen.

Die Oomycetes pflanzen sich ungeschlechtlich durch Zoosporen fort, die ein- oder zweigeißig sind. Während die bisher genannten Formen nur eine Sorte von Zoosporen ausbilden, werden bei manchen Arten der *Saprolegniaceae* und *Pythiaceae* polymorphe Zoosporen hervorgebracht (Fig. 33), die in bestimmtem Rhythmus miteinander abwechseln. Die aus den Zoosporangien ausschlüpfenden Zoosporen sind anders gestaltet als die Zoosporen, die nach der Enzystierung der primären Zoosporen aus den Zysten hervorgehen. Die aus den Zoosporangien hervorgehenden Zoosporen schwimmen zunächst umher, umgeben sich dann mit einer Membran und keimen nach einer Ruhezeit wieder zu einer Zoospore aus. Die primären Zoosporen können z. B. zwei gleichlange Geißeln besitzen und birnförmige Gestalt aufweisen, während die Sekundärzoosporen, die aus den enzytierten Primärzoosporen hervorgehen, nierenförmig sein und zwei ungleichlange Geißeln besitzen können. Man spricht hier von Dimorphismus, wenn

zwei verschiedene Zoosporenformen miteinander abwechseln, und von Polymorphismus, wenn mehrere Zoosporenformen vorhanden sind. Das Abwechseln von Schwärmsporen und Ruhezuständen und Auskeimen der enzystierten Zoosporen zu Sekundärsporen nennt man Planetismus, unabhängig, ob die sich ablösenden Zoosporen verschiedene oder gleiche Gestalt besitzen. Bei manchen Formen werden die Zoosporen unterdrückt und das Zoosporangium keimt mit einem Keimschlauch. Während die

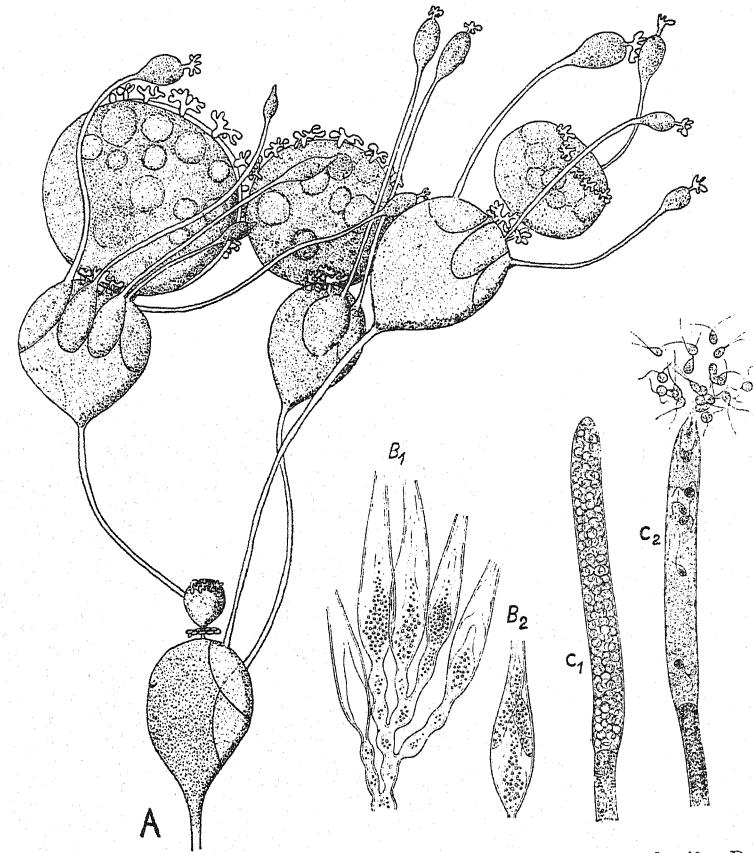


Fig. 32. *A* *Urophlyctis alfae* (Lagh.). Magn. Sammelzelle mit halbreifen und reifen Dauersporen. Die auf langen Stielen stehenden Zellen mit Segmentteilung sind die Sammelzellen, die unmittelbar darüberstehenden kugeligen Zellen mit tropfenartigen Blasen im Innern und einem Kranz von Haardarstellungen unter ihrem Scheitel sind die Dauersporen. *B* *Gonapodya prolifera* Reinsch; 1 Zoosporangiumstand mit leeren und durchwachsenden Zoosporangien, 2 Zoosporangium mit Zoosporen. *C* Saprostand mit leeren und durchwachsenden Zoosporangien, 1 reifes Zoosporangium, 2 sich entleerendes Zoosporangium. (*A* nach *legnia Thuretii* De Bary, 1 reifes Zoosporangium, 2 sich entleerendes Zoosporangium. (*A* nach Jones und Drechsler, *B*, *C* nach Reinsch, *D*, *E* nach Thuret; *B*—*E* aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

wasserbewohnenden Formen Zoosporen ausbilden, werden bei den Landbewohnern unbewegliche Sporen ausgebildet, die mit einem Keimschlauch keimen (Aplanetie, Aplanetismus). Die höheren *Oomycetes* bilden nur noch unbewegliche Sporen aus, die stets mit einem Keimschlauch keimen.

Wenn bei den *Monoblepharidaceae* eine Hyphe zur Ausbildung eines Zoosporangiums schreitet, so wird die Endzelle keulig verdickt und in die Anschwellung wandert viel Plasma ein. Zugleich grenzt sich die Endzelle von der übrigen Hyphe durch eine Wand ab. Die Zoosporen entstehen durch Zerklüftung des Plasmas und werden durch eine Öffnung am Sporangienscheitel entleert (ähnlich wie in Fig. 32C). Unter dem

entleerten endständigen Sporangium entsteht seitlich ein zweites, oder die unter dem entleerten Sporangium liegende Zelle wächst durch das alte Sporangium durch, wie bei *Gonapodya* (Fig. 32 B). Die entleerten Zoosporen umgeben sich mit einer Membran und keimen zu einem neuen Mycel aus.

Bei den *Blastocladiaceae* entstehen die Zoosporen wie bei der vorigen Familie direkt durch Zerkleinerung des Sporangiumsinhaltes. *Allomyces* besitzt antithetischen Ge-

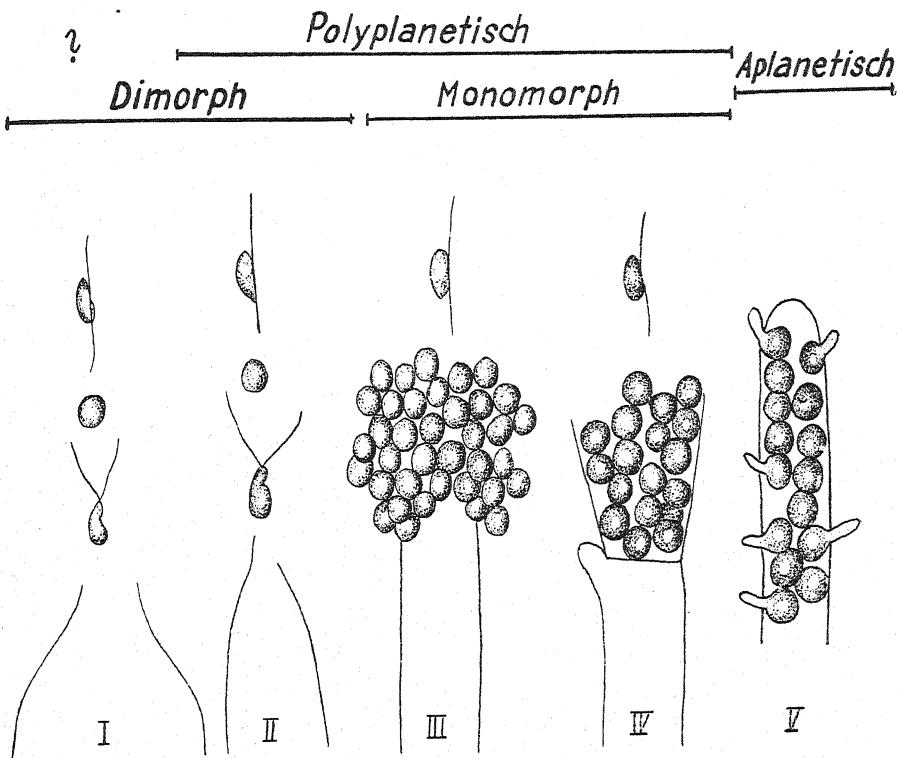


Fig. 33. Planetismus und Morphismus von *Saprolegniaceae*. (Nach Hoehnk.)

Gruppe	I: <i>Pythiopsis</i> ;
"	II: <i>Saprolegnia</i> , <i>Leptolegnia</i> , <i>Isoachlya</i> ;
"	III: <i>Achlya</i> , <i>Aphanomyces</i> , <i>Plectospira</i> ;
"	IV: <i>Thraustotheca</i> , <i>Calyptolegnia</i> , <i>Brevilegnia</i> ;
"	V: <i>Aptanes</i> , <i>Gelegnia</i> ;
"	II—III: <i>Protachlya</i> ;
"	III—IV: <i>Dicyuchus</i> .

rationswechsel (s. Fortpflanzung). Aus den Dauersporen werden nach vorausgegangener Reduktionsteilung eingeißelige und einkernige Zoosporen entleert, die teils männlich, teils weiblich sind und zu haploiden männlichen und weiblichen Pflänzchen heranwachsen. An diesen entstehen die entsprechenden Geschlechtsorgane, die männlichen und weiblichen Gametangien. Die aus der Kopulation der beiderlei Gameten hervorgehenden diploiden Pflanzen bringen neben den schon genannten Dauersporen noch dünnwandige Zoosporangien hervor, aus denen diploide Zoosporen entlassen werden, die wieder zu diploiden Pflanzen heranwachsen (vgl. Fig. 67).

Die Gattung *Ectrogella* (*Ancylistaceae*) zeichnet sich durch Diplanetismus und Dimorphismus aus. Die aus den Zoosporangien entleerten Zoosporen besitzen zwei kurze

und gleichlange Geißeln. Nach einer kurzen Schwärmpériode entzystieren sie sich und machen eine kurze Ruheperiode durch. Die aus den Zysten ausschlüpfenden sekundären Zoosporen besitzen zwei ungleichlange Geißeln und schwärmen viel lebhafter als die primären. Bei *Ectrogella Lichenophorae* wird die erste Schwärmpériode stark abgekürzt; die Zoosporen, die aus den Sporangien entleert werden, sammeln sich nach dem Schlüpfen vor dem Hals des Sporangiums an, schwimmen nicht umher, sondern häuten sich sofort und schwimmen als sekundäre Zoosporen davon. Bei *Ancylistes* werden die Zoosporen ganz unterdrückt und die Zoosporangien keimen mit einem Keimschlauch.

Am ausgeprägtesten ist der Planetismus und der Polymorphismus bei den *Saprolegniaceae* und *Pythiaceae*. Die Zoosporangien entstehen als keulige Anschwellungen und die Zoosporen werden durch Zerklüftung des wandständigen Plasmas herausgebildet (Fig. 32 C). Vielfach entstehen die Sporangien in Ketten, indem das entleerte vom neuen durchwachsen wird, so bei *Leptolegnia*- und *Saprolegnia*-Arten, bei anderen Formen entstehen die weiteren Sporangien seitständig aus der subsporangialen Zelle, so bei *Aplanomyces* und *Achlya*.

*Saprolegnia torulosa* ist dimorph und triplanetisch, besitzt also drei Schwärmpérioden und zwei verschiedene Zoosporenformen. Die Zoosporen der ersten Periode sind birnförmig mit endständigen Geißeln, in der zweiten und dritten Periode sind sie nierenförmig und seitlich begeißelt. *Achlya racemosa* und *Pythium proliferum* stimmen hierin mit ihr überein. *Pythium epigynum* ist diplanetisch (Höhn 1936). Bei den *Saprolegniaceae* und *Pythiaceae* besteht die Tendenz von Planetie zur Aplanetie. Entscheidend für die eine oder andere Keimart ist in erster Linie die zur Verfügung stehende Nahrung, dann das Wasser. Bei genügender Nahrung tritt auch bei minimaler Wassermenge noch Keimung ein. Schwärmerbildung tritt bei reichlicher Wassermenge ein. Unzureichende Wassermenge hat Amöboidie im Gefolge. Alle aus Wasser isolierten *Saprolegniaceae* und *Pythiaceae* zeigen Planetismus, außer *Aplanes*. Die aus Boden isolierten Formen bilden meist nicht-schwärrende Sporen, sog. Aplaneten, aus. Bei Landformen werden immer mehr unbewegliche Sporen gebildet, der Planetismus tritt in den Hintergrund. Durch Ausbildung von Aplaneten statt der Planeten wurde der Übergang vom Wasser zum Lande möglich. Hinsichtlich der Umbildung des Planetismus in Aplanetie lassen sich mehrere Gruppen von Pilzen unterscheiden (Fig. 33). Bei einer 1. und 2. Gruppe schwärmen die austretenden Schwärmer sofort ins Wasser davon, bei einer dritten Gruppe werden aus den Sporangien zwar ebenfalls alle Zoosporen auf einmal entleert, aber die Zoosporen bleiben zunächst an der Sporangiemündung liegen und schwärmen erst später davon, bei einer vierten Gruppe entleeren sich die Sporangien nicht mehr auf einmal, sondern die Zoosporen durchbrechen unabhängig voneinander einzeln die Sporangienwand, oder die Wand zerfällt. Bei einer fünften Gruppe zerfällt das Sporangium ebenfalls, aber die Sporen sind nicht mehr beweglich, sie sind Aplaneten. *Thraustotheca clavata* entleert aus den Sporangien unbewegliche Sporen, die erst außerhalb der Sporangien mit je einer Zoospore keimen.

Hinsichtlich des Polymorphismus bestehen die gleichen Rückbildungerscheinungen. Wie der Planetismus immer mehr zu einer Aplanetie wird, so wird aus dem Polymorphismus ein Monomorphismus. Den Normalfall stellt der Dimorphismus von *Saprolegnia* dar. Eine Reduktion tritt bei *Pythiopsis* ein, wo das zweite Stadium in Wegfall gekommen ist, also die nierenförmigen Schwärmer mit seitlich inserierten Geißeln. Bei *Thraustotheca*- und *Achlya*-Arten ist umgekehrt das erste Stadium weggefallen, also die birnförmigen Schwärmer mit apikalen Geißeln. Die Zoosporenlarven werden entleert, sammeln sich vor der Mündung der Sporangien an und es schlüpfen Zoosporen aus, die sich in den Sporangien schon ausgebildet haben. Diese sind nierenförmig und seitlich begeißelt. Bei *Dictyuchus* schwärmt jede Spore für sich aus, indem jede einzeln die Sporangienwand durchbohrt. In den Sporangien bleiben die Zoosporenhäute zurück und verleihen dem leeren Sporangium ein netziges Aussehen (Netzsporangien). Bei *Thraustotheca* werden die Sporen durch Wandzerfall frei und keimen zu seitlich begeißelten Zoosporen oder zu einem Mycel aus. *Achlya aplanes* entleert Sporenanlagen, die sich an der Mündung behäuten und zu einem Mycel auskeimen. Bei *Aplanes* keimen die behäuteten Sporenlarven schon im Sporangium und durchbohren mit einem Keimschlauch die Sporangienwand.

Bei den *Peronosporaceae* läßt sich eine Reduktion der Zoosporen erkennen. Sie verschwinden und es werden nur Sporangiosporen ausgebildet, die mit einem Keimschlauch keimen. Die *Pythieae* lassen an fädigen Hyphen das Plasma in eine Keimblase austreten, in der erst Zoosporenbildung stattfindet. Die Blase wird nicht einmal durch eine Wand von ihrer Traghyphe abgegrenzt (Sektion *Aphragmium*; Fig. 34). Bei den Arten mit fädigen Sporangien (Sekt. *Nematosporangium*) wird das Sporangium durch eine Wand abgegrenzt, in der Sekt. *Sphaerosporangium* sind die Sporangien kugelig, in der Sektion *Orthosporangium* bleiben die Sporangien stets auf ihren Trägern und keimen auch auf diesen. In der Sektion *Metasporangium* fallen schließlich die Sporangien als Konidien ab. Die Sporangien entstehen hier büschelig, indem die unter dem Sporangium liegende Zelle weiterwächst und das Sporangium zur Seite schiebt; oder es tritt Kettenbildung auf, indem sich die unter dem endständigen Sporangium befindenden Zellen in Sporangien umwandeln. In der Sekt. *Orthosporangium* tritt auch Durchwachung zu Tage.

In der Gattung *Phytophthora* werden nur noch ganze Sporangien abgeschnürt, deren Inhalt sich wie der einer Konidie verhält. Das Sporangium, die Konidie, fällt schließlich ab. Der Keimmodus der Konidie ist je nach den äußeren Umständen ein verschiedener; im Wasser differenziert sich der Inhalt in Zoosporen, außerhalb des

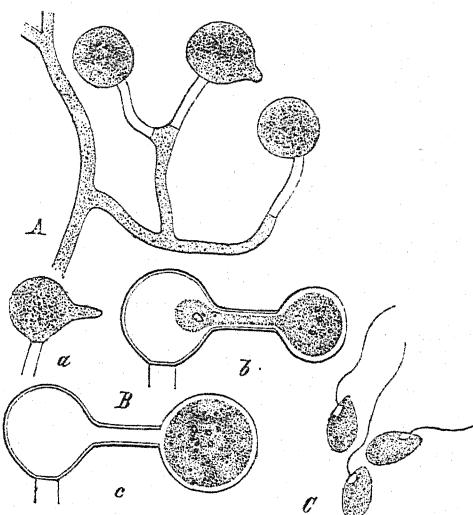


Fig. 34. *Pythium De-Baryanum* Hesse. A Mycel mit Zoosporangien; B a—c Zoosporenbildung in verschiedenen Stadien; C Zoosporen. (Nach Hesse aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

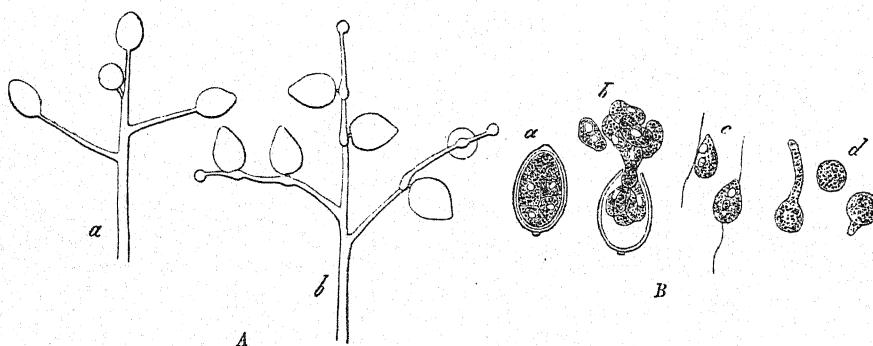


Fig. 35. *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary. Aa Konidienträger mit Konidien, Ab neuentstandene Konidien nach Beiseitendrängen der alten; B Konidie mit Zoosporen keimend (a, b), c Zoosporen. d keimende Zoosporen. (Nach De Bary aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

Wassers keimen die Konidien, die einem ganzen Sporangium entsprechen, mit einem Keimschlauch (Fig. 35). Mit der Umbildung der Zoosporangien in Konidien tritt begreiflicherweise eine Verminderung der Fortpflanzungszellen ein. Dieser Nachteil wird durch reichliche Verzweigung der Konidienträger wieder ausgeglichen, so bei vielen *Plasmopara*- und *Peromospora*-Arten. Während bei *Pythium*, *Phytophthora* und *Plasmo-*

*para* aus den Konidien noch Zoosporen hervorgehen können, werden bei *Albugo* und *Peronospora* nur noch mit Keimschlauch keimende Konidien gebildet.

Eine bemerkenswerte Ausstoßung des Inhaltes zeigt sich bei den Sporangien von *Pythiogeton*. Der Inhalt des Sporangiums tritt in eine Blase aus, die zerrißt und mit kräftigem Druck den nackten Protoplasten ausstößt (als Blasenbalgmechanismus bezeichnet). Im freien, ausgestoßenen Protoplasten tritt unter Zerkleinerung Zoosporenbildung ein.

Wir haben bisher kennengelernt, wie sich aus Zoosporen Sporangiosporen bilden und wie aus Zoosporangien Konidien entstehen. Bei den *Zygomycetes* finden wir normalerweise Sporangien mit Endosporen. Daneben treten aber auch Konidien auf, ähnlich wie bei den *Peronosporaceae*, doch ist ihre Entstehung z. T. eine ganz andere. Sie entstehen hier nicht nur durch Umbildung eines Zoosporangiums in eine einzige Konidie, sondern auch durch Verlagerung der Sporenbildung an die Sporangiooberfläche. Dabei sind wieder zwei Fälle möglich, daß nämlich aus dem Sporangium Aussprössungen hervorgehen, die kopfig anschwellen und zu Konidien werden, oder daß die Zahl der Sporangiosporen bis auf eins reduziert wird und das ganze Sporangium, ähnlich wie das Zoosporangium bei den *Peronosporaceae*, zu einer einzigen Konidie wird. Es können sich hier also Sporangien in der gleichen Weise zu Konidien umbilden, wie wir es bei den Zoosporangien auch gesehen haben. Zoosporen werden bei den *Zygomycetes* nicht mehr ausgebildet.

**Sporangiosporen und Sporangien.** Die Sporangiosporen sind für die *Zygomycetes* ebenso charakteristisch wie die Zoosporen für die *Chytridiales* und *Oomycetes*. Bei den *Zygomycetes* werden nur noch unbewegliche Sporen ausgebildet, wie wir auch keine Wasserbewohner mehr unter ihnen finden, sondern nur Landbewohner, seien es Saprophyten, Pflanzen- oder Tierparasiten. Der erste Ansatz zur Bildung unbeweglicher Sporangiosporen ist uns schon bei *Sporophlyctis* unter den *Chytridiales* entgegentreten, wo aus den Sporangien nur noch unbewegliche Akineten entleert werden. Auch unter den *Saprolegniae* und *Pythiaceae* haben wir Formen kennengelernt, die statt der Zoosporen unbewegliche Sporen ausbilden, die mit einem Keimschlauch keimen. Diese Fälle können als Übergänge zu den Sporangien mit unbeweglichen Endosporen betrachtet werden, zumal manche Formen noch bewegliche Zoosporen hervorbringen können, was bei den *Zygomycetes* nicht mehr zu beobachten ist.

Typische Sporangien mit Endosporen werden bei den *Mucoraceae* ausgebildet. Die Sporangien entstehen auf besonderen Trägern, die senkrecht vom Mycel abstehen und vielfach kräftiger ausgebildet sind als die übrigen Mycelhyphen (vgl. Fig. 2). Bei *Rhizopus nigricans* entspringen sie an den „Knoten“ von Stolonen, an denen auch Rhizoidenbüschel ausgebildet werden, während an den „Internodien“ keine Sporangienträger auftreten (Fig. 36 A). Die Sporangienträger von *Mortierella* sind an ihrem Fuße von einem Hyphenknäuel umgeben; möglicherweise handelt es sich hier um Sporokarpien, in denen sich eine Zygosporre befindet, aus der die Sporangienträger entspringen (?). Bei *Mucor* und *Phycomyces* entspringen die Sporangienträger in vielen Fällen aus der Zygosporre, die entweder sofort zu einem Sporangienträger auskeimt, oder zu einer längeren oder kürzeren Hyphe, an der die Sporangienträger entstehen (Fig. 36 B). Entspringt das Sporangium, wie dies bei *Mucor* und *Phycomyces* der Fall sein kann, unmittelbar aus der Keimhyphe, so nennt man es Keimsporangium, das für die Ableitung der *Ascomycetes*-Asci eine besondere Bedeutung hat.

Das Sporangium von *Mortierella* sitzt dem Sporangienträger als runde Kugel auf. Die das Sporangium vom Träger abgrenzende Wand ist flach oder schwach (uhrglasartig) in das Sporangium vorgewölbt. Bei *Pilobolus*, *Mucor*, *Sporodinia* und *Blakeslea* springt dagegen die Querwand, die Sporangium und Träger voneinander abgrenzt, als elliptischer, kugeliger oder birnförmiger Körper in das Sporangium vor (s. Fig. 36 B links). Eine solche Vorwölbung ins Sporangium nennt man Columella, die für die Systematik großen Wert besitzt. Die Sporangienwand, die zunächst aus Zellulose besteht, wandelt sich bei der Reife vielfach in eine leicht lösliche Substanz um, die in Wasser und in feuchter Luft zerfließt. Die Columella und vielfach auch der untere Teil der Sporangienwand bleiben dagegen erhalten. Die dauerhafte untere Zone der Sporangienwand

nennt man Basalkragen (s. Fig. 36 A<sub>2</sub>). Bei manchen *Mucoraceae* ist die Sporangialwand mit Calciumoxalatkristallen inkrustiert, die nach dem Zerfließen der Wand übrigbleiben. Im Gegensatz zu *Mucor* ist bei *Pilobolus* die Sporangienwand derb (kutikularisiert) und zerfließt nicht. Hingegen ist hier an der Stelle, an der bei *Mucor* der Basalkragen vorhanden ist, eine schmale Zone ausgebildet, die verquillt und zerfließt. Bei *Pilobolus* ist das Ende des Sporangienträgers stark angeschwollen, sein Inhalt besteht aus Glykogen, das sich bei der Sporenreife in Zucker umwandelt. Durch den Zucker entsteht ein hoher osmotischer Druck in der blasigen Anschwellung, der das kopfige Sporangium immer höher emporhebt. Schließlich reißt der Träger unter der Ansatzstelle des Sporangiums und das Sporangium wird unter kräftigem Druck und unter hörbarem Knistern samt der Columella bis zu einem Meter weit abgeschleudert (Fig. 36 C<sup>1</sup>). Die Sporangienträger mancher *Mucoraceae* sind positiv heliotropisch.

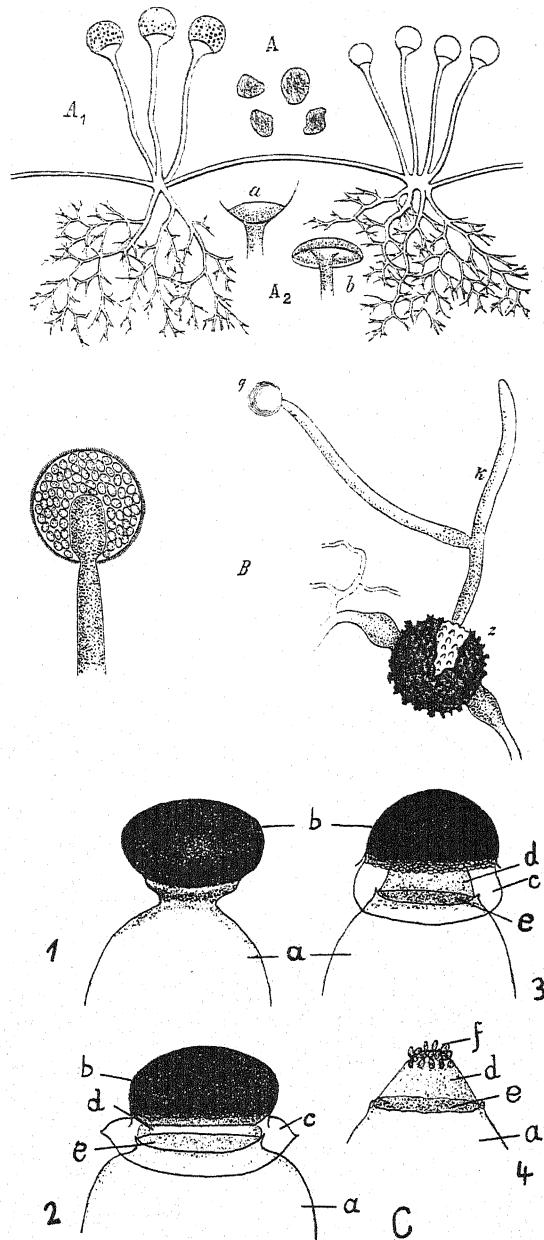


Fig. 36. A *Rhizopus nigricans* Ehrenb. 1 Sporangien mit Rhizoiden und Stolonen; 2 a, b junge und alte Columella; Sporangiosporen. B *Mucor Mucedo*, L. 1 Sporangium mit Columella und Sporen, 2 keimende Zygospore (z) mit Keimschlauch (k) und Keimsporangium (g). C *Pilobolus microsporus* Klein. Abschleuderung des Sporangiums (1-4); a Anschwellung des Sporangienträgers, b Sporangium, c Quellkörper, d Columella, e Basalkragen, f zurückgebliebene Sporangiosporen am Scheitel der Columella. 1 Sporangium (dunkel), darunter der Quellkörper noch nicht entwickelt; 2 der Quellkörper teilweise entwickelt; 3 Quellkörper fast völlig entwickelt; 4 Sporangienträger und Columella nach dem Abquellen des Sporangiums, Quellkörper nicht mehr sichtbar. (A nach Schröter aus Pfl.fam. 1. Aufl., B nach Sachs aus Pfl.fam. 1. Aufl., C nach Brefeld.)

<sup>1)</sup> Nach Buller (Res. on Fungi VI, 1934) und Bünnig (in Ergebn. d. Biol. 13, 1936) geht die Sporangienabschleuderung bei diesem Pilz so vor sich, daß die Sporangienträgerwand stark plastisch dehnbar ist und im blasigen Teil bis zu 100% überdehnt werden kann. Unter dem Sporangium befindet sich eine Ringzone, die bis zu 200% ihrer Fläche überdehnt werden kann. Die Columella

*Mortierella*, *Rhizopus*, *Pilobolus* u. a. besitzen unverzweigte Sporangienträger; bei manchen *Mucor*-Arten sind sie verzweigt, so z. B. bei *Mucor racemosus*. Besonders zierlich ist die Verzweigung bei *Thamnidium*, *Chaetocladium* u. a. Die Verzweigung kann sympodial, traubig oder wirtelig sein (*Thamnidium*). Mit steigender Reduzierung der Sporenzahl in den Sporangien tritt eine steigende Verzweigung zu Tage.

Die Sporangiumentwicklung macht innerhalb der *Zygomycetes* bemerkenswerte Wandlungen durch. Das junge Sporangium lässt schon frühzeitig zwei verschiedene Zonen erkennen, eine zentrale, die plasmaarm ist (so bei *Mucor*, *Pilobolus* usw.), und eine plasmareiche peripherie, die den größten Teil der Kerne enthält. Zwischen beiden Zonen differenziert sich die Columellawand heraus, die zunächst als schaumige Plasmaschicht in Erscheinung tritt und zahlreiche langgestreckte, tangential verlaufende Vakuolen aufweist. Diese Vakuolen fließen später zusammen, wodurch ein kalottenartiger Spalt zwischen der zentralen und peripheren Zone, der Endo- und Ektosphaere, entsteht. An der Außen- und Innenseite des Spaltes bildet sich eine Plasmahaut und es entsteht so die Columellawand (Fig. 37).

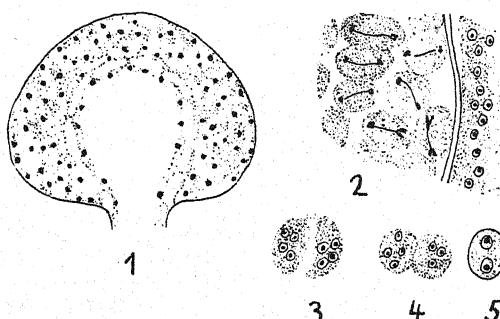


Fig. 37. *Pilobolus crystallinus* Tode. 1 Junges Sporangium. Anlage der Columella rings um die Zentralvakuole als ein Kranz kleiner Vakuolen; 2 Protosporen in Teilung des Kernes, senkrecht die Columellawand, rechts davon Restplasma; 3—4 Teilung der Protosporen in Sporen; 5 reife Sporangiospore. (Nach Harper.)

Bei vielen Gattungen, so bei *Mucor*, *Absidia*, *Phycomyces*, *Rhizopus* und *Sporodinia*, wird die Protosporenbildung ganz unterdrückt und die Kerne teilen sich in der sporogenen Schicht simultan. Hierauf bilden sich mehrkernige Plasmabestandteile, die sich behäuten und direkt zu Sporen werden. *Cintractella* bildet zwar noch Protosporen aus, doch teilen sich diese nicht weiter, sondern werden sofort zu Sporen, indem sie sich mit einer Membran umgeben.

Wie sich aus den Sporangien Konidien entwickeln, soll nunmehr geschildert werden.

**Konidien.** Die Konidien werden äußerlich und endständig an besonderen Hyphen abgeschnürt. Diese Hyphen unterscheiden sich in manchen Fällen nicht von den übrigen Myzelhyphen, in anderen Fällen sind sie jedoch als besondere Träger, als Konidienträger, ausgebildet. Die Form der Konidien ist eine äußerst mannigfaltige. Konidien finden wir bei fast allen höheren Pilzfamilien ausgebildet, besonders charakteristisch sind sie bei den *Fungi imperfecti*, den Nebenfruchtformen von *Ascomycetes*, selten von *Basidiomycetes*. Die Konidienträger können einzeln stehen oder sich zu größeren geschlossenen Verbänden zusammenschließen. Vereinigt sich eine größere Anzahl von Konidienträgern zu sälchenartigen Gebilden, so spricht man von Koremien (Fig. 38). Meist treten sie jedoch zu ausgedehnten Lagern zusammen, die bei den parasitischen Pilzen als *Aecervuli*, bei den saprophytischen als *Sporodochien* bezeichnet werden. Das Hyphengeflecht, das die Konidienträger trägt, kann nur locker ausgebildet sein

dagegen ist nur wenig dehnbar. Zwischen der Ringzone und der Columella befindet sich eine präformierte Rißstelle, an der der Träger aufreißt, da die wenig dehbare Columella der Dehnung der Trägerwand nicht folgen kann. Dadurch wird die Columella samt dem Sporangium abgeschlossen. Bei Feuchtigkeit und durch Lichtreiz erhöht sich die Dehnbarkeit des Ringes, wodurch die Abschleuderkraft verstärkt wird. An der Vergrößerung des Turgors im Träger scheinen Trehalose und eine kolloidale Substanz beteiligt zu sein.

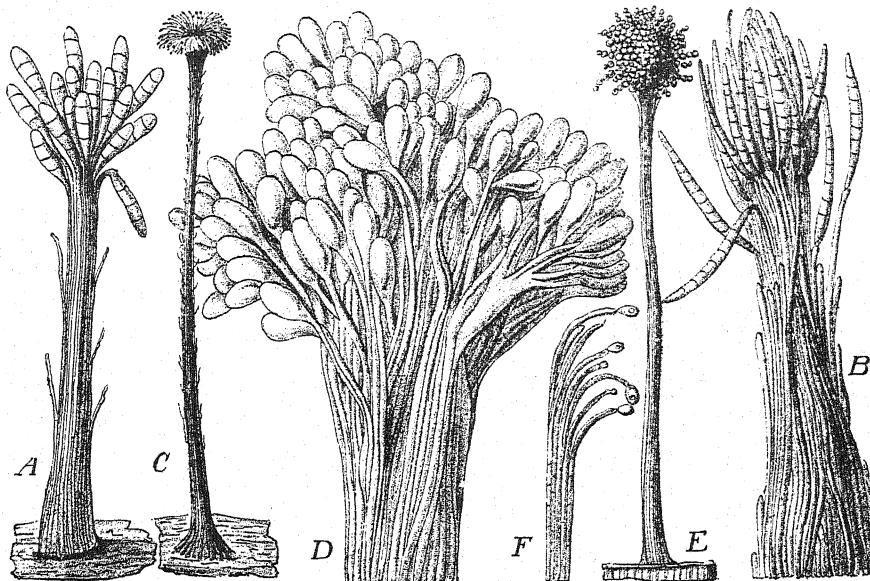


Fig. 38. Verschiedene Koremientypen. *A Arthrosporium albicans* Sacc. *B Atractium flammeum* Berk. et Ray. *C Graphium stilboideum* Corda. *D Gr. eumorphum* Sacc. *E-F Sporocyte byssoides* (Pers.) Bon. *F* einzelne Äste des Koremiuns mit Konidien. (*B* nach Tulasne, *D* nach Boulanger, das übrige nach Saccardo; alles aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

und man nennt es dann Subiculum. Ist es dicht ausgebildet, so heißt es Stroma. Werden die Konidienträger in krugförmigen Gehäusen ausgebildet, so nennt man die Gehäuse Pycnidien und die Konidien Pycnosporen oder Stylosporen (Fig. 39). An den Trägern können die Konidien entweder einzeln oder in Ketten stehen, so z. B. bei *Penicillium*, *Albugo* (Fig. 40 A). Die Konidienträger von *Albugo* besitzen auffallend verdickte Basalwände. In den Scheitel des Trägers wandern mehrere Kerne ein, worauf sich der Scheitel durch eine Wand abgrenzt. Die abgegrenzte Zelle wird zur Konidie. Die abgrenzende Wand ist eine Trennungswand, die ringförmig von der Längswand des Trägers zur Mitte hin gebildet wird. Bald lässt die Trennungswand drei Schichten erkennen. Eine Schicht, die sich mit Hämatoxylin stark färbt, grenzt an den Trägerscheitel, die Mittelschicht lässt sich nur wenig färben. Auf der Seite der Konidie liegt die dritte Schicht. Die mittlere streckt sich in die Länge und löst sich dann auf. Sie stellt den sog. Disjunktior dar, der die Konidie ablöst. Nach Fertigstellung der ersten Konidie wird eine zweite in der gleichen Weise angelegt. Da die Konidien oft sehr spät abfallen, so entstehen Konidienketten. Bei *Peronospora Schachtii* sitzen die Konidien an Sterigmen der verzweigten Konidienträger. Bei manchen *Albugo*-Arten ist die oberste Konidie der Kette oft derbwandig und dient als Pufferzelle zur Abhebung der Wirtspflanzenepidermis. Konidienketten kommen auch bei *Pythium proliferum* vor.

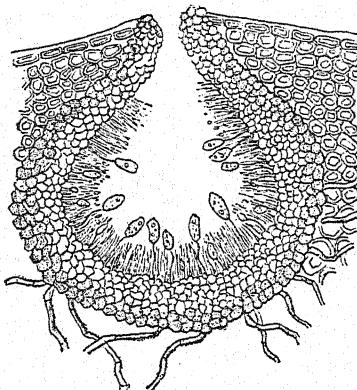


Fig. 39. *Macrophoma Fraxini* Delacr. Längsschnitt durch eine Pycnidie mit Pycnosporen. (Nach Allescher aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

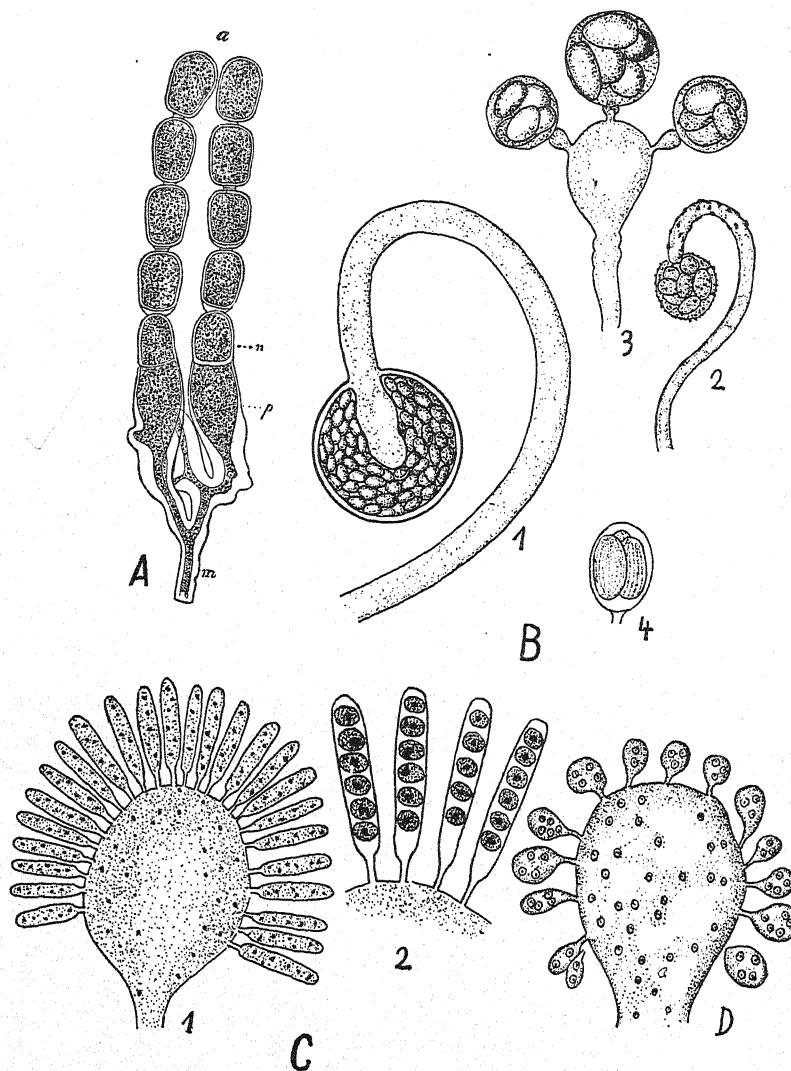


Fig. 40. *A* *Albugo Portulaceae* DC. Konidienketten durch Disjunktiorzellen voneinander getrennt. Konidienträger mit stark verdickten Wänden. *B* *Blakeslea trispora* Thaxter. 1 Normales vielsporiges Sporangium, 2 rückgebildetes, zwecksporiges Sporangium, 3 aus dem Sporangium sind drei Sporangiole mit nur wenigen Sporen hervorgesprobt, 4 Sporangiole mit nur drei Sporen. *C* *Synccephalastrum cinereum* Bainier; 1 Sporangium mit einem Kranz von Sekundärsporangien, 2 Sekundärsporangien mit Sporen. *D* Sporangienträger mit Sekundärsporangien von *Cunninghamella Bertholletiae* Stad. (*A* nach De Bary, *B* nach Thaxter, *C, D* nach Moreau.)

Während die im Vorigen angeführten *Zygomycetes* Sporangiosporen ausbilden, gibt es eine Reihe anderer *Zygomycetes*, die nur noch Konidien entwickeln. Am einfachsten lassen sich die Konidien erklären, wenn man die Zygomyceten-Sporangien als eine Weiterentwicklung der Phycomyceten-Zoosporangien auffaßt, indem die Ausbildung der Zoosporen unterblieben ist und nur noch unbewegliche Sporen entwickelt werden. Derartige Umwandlungen haben wir schon bei einigen Formen kennen gelernt. Die

Sporangiosporen wären demnach Akineten. Bei einem Teil der *Zygomycetes*, so den *Mucoraceae*, werden die unbeweglichen Sporen noch in Sporangien ausgebildet; bei einem anderen Teil werden sie jedoch an der Oberfläche des Sporangienträgers abgeschnürt, oder die Sporenzahl in den Sporangien sinkt auf eins herab und die einsporigen Sporangien werden als Konidien abgeschnürt. So finden wir z. B. in der Gattung *Cunninghamella* bereits Konidienbildung an Stelle der Sporangiosporen (Fig. 40 D).

Bei *Choanephora* entstehen die Sporen nicht mehr in kopfigen Sporangien, sondern an deren Oberfläche als Auskospungen (Fig. 41 A). Die peripherie Schicht des Sporangiums zerklüftet sich nicht mehr in Sporen, wie dies z. B. bei *Sporodinia* der Fall ist, sondern kleine Plasmabortionen mit mehreren Kernen werden in kleine Ausstülpungen hinausbefördert, die an ihrem Ende kopfig anschwellen. Die kugeligen Anschwellungen der Sterigmen wandeln sich zu Konidien um.

In der Gattung *Blakeslea* kommen noch typische Sporangien mit einer Columella vor, vielfach wird aber die Columella reduziert und verschwindet schließlich ganz. An der Sporangiooberfläche entstehen an Sterigmen kugelige Anschwellungen, deren Durchmesser kleiner ist als der der Sporangien. In diesen Sekundärsporangien sind mehrere Kerne eingeschlossen und der Inhalt teilt sich in drei Endosporen (Fig. 40 B). Die Sekundärsporangien fallen dann von den Primärsporangien ab.

*Syncephalastrum* besitzt überhaupt keine Primärsporangien mehr; an deren Stelle ist nur noch eine kopfige Anschwellung vorhanden, die zahlreiche Kerne enthält. Aus ihr wachsen Sekundärsporangien heraus, die zylindrische Gestalt annehmen und in die mehrere Kerne einwandern. Ihr Inhalt zerklüftet sich dann in mehrere Plasmabortionen, die einen oder einige Kerne enthalten und zu Endokonidien werden (Fig. 40 C). Die Endokonidien werden später durch Zerfall der Sekundärsporangien frei. Die Rückbildung des primären Sporangiums ist hier demnach schon sehr weit vorgeschritten; es ist morphologisch zwar noch erkennbar, kann aber funktionell nicht mehr als Sporangium angesprochen werden.

In den Gattungen *Syncephalis* (Fig. 41 B) und *Piptocephalis* (Fig. 41 C) ist die Entwicklung zur exogenen Sporenbildung noch einen Schritt weitergegangen. Die Konidien, die wie bei der vorigen Gattung ebenfalls in Sekundärsporangien ausgebildet werden, verschmelzen an ihrer Wand mit der Wand der Sekundärsporangien. Durch Zerfall der Sekundärsporangienwand zwischen den Zellen werden dann die in Ketten stehenden Konidien frei (Fig. 41 D). Bei *Piptocephalis* wird das Primärsporangium, das in der vorigen Gattung noch als kopfige Anschwellung vorhanden ist, noch mehr zurückgebildet und ist höchstens noch als ein kleiner Höcker zu sehen, der die Sekundärsporangien trägt. Auch hier sind die Konidienmembranen mit der Sekundärsporangiumwand verwachsen, das primäre Sporangium ist zum Konidienträger geworden. In anderen Fällen, so bei *Chaetocladium*, wird dagegen das Primärsporangium zu einer Konidie.

Hand in Hand mit der Entstehung der Ektokonidien geht auch eine Reduzierung der Zahl der Konidien- bzw. Endosporen, die in einem Sporangium ausgebildet werden. So besitzt *Thamnidium* verzweigte Sporangienträger, die am Ende des Hauptastes noch ein vielsporiges Sporangium entwickeln, dessen Seitenzweige aber wesentlich kleinere Sporangien tragen, deren Sporenzahl stark vermindert ist (Fig. 42 A). Die seitenständigen kleinen Sporangien werden hier auch als Sporangiole bezeichnet. Während *Thamnidium elegans* noch endständige Sporangien hervorbringt, werden diese bei *Thamnidium chaetocladoides* vielfach völlig unterdrückt und nur noch seitenständige Sporangiole angelegt, die einige wenige Sporen enthalten.

Die Gattung *Chaetocladium* bildet überhaupt keine Sporangiole mehr aus, sondern die einsporigen sporangiolenähnlichen Gebilde enthalten nur noch eine einzige Spore, deren Wand mit der Sporangiolewand verwachsen ist, so daß die Sporangiole in Wirklichkeit schon Konidien sind. Die Sporangiole sind somit zu Konidien geworden, die Sporangienträger zu Konidienträgern (Fig. 42 B).

Fassen wir kurz die Umbildungsmöglichkeiten zu Konidien zusammen, so läßt sich feststellen, daß in der *Thamnidium-Chaetocladium*-Reihe die Konidien durch Umwandlung der Sporangien entstehen, indem die Zahl der Sporangiosporen bis auf eins herabgedrückt wird und die Sporangienwand mit der Sporenwand verschmilzt, die Konidie

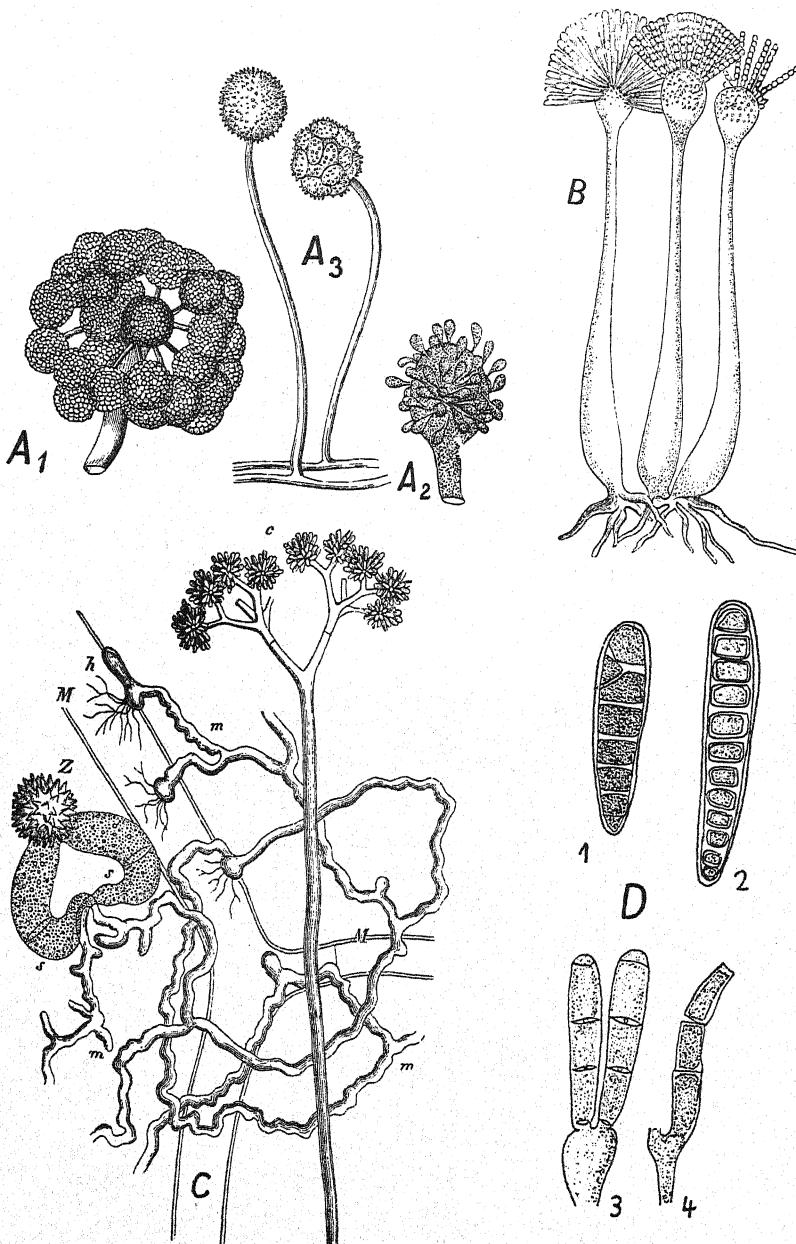


Fig. 41. *A* *Choanephora infundibulifera* (Currey) Sacc.; 1 Konidienträger mit Sporen, 2 ebenso ohne Sporen, 3 Sporangien mit Sporen. *B* *Syncephalis cordata* v. Tiegh. et Le Monn.; Konidienträger mit Konidienketten. *C* *Piptocephalis Freseniana* De Bary; *M* Mycel von *Mucor Mucedo*, *m* Mycel von *Piptocephalis*, *h* Haustorien, *c* Konidienträger, *Z* Zygospore, *s* Suspensoren. *D* 1—2 *Syncephalastrum racemosum* Cohn, Sporangien mit Sporen; 3—4 *Syncephalis pycnosperma* Thaxter, Konidienbildung statt Sporen in den Sporangien, Konidienwand mit der Sporangienwand verwachsen. (*A* nach Cunningham, *B* nach Schröter aus Pfl.fam. 1. Aufl., *C* nach Brefeld, aus ebenda, *D* nach Thaxter.)

also Sporangium + Spore darstellt. In der Reihe *Sporodinia-Cunninghamella-Blakeslea-Syncephalastrum-Piptocephalis* gehen die Konidien aus den Sekundärsporangien hervor, die aus den Primärsporangien entstehen. Die Sporenbildung wurde also hier an die Sporangiumoberfläche verlegt, während das eigentliche Sporangium nur noch als Sporangienträger (nämlich der Sekundärsporangien) fungiert. Während in der ersten Reihe die Sporangien zu Konidien werden, werden in der zweiten die Sporangien zu Konidienträgern. Die Zahl der in den Sekundärsporangien zur Entwicklung gelangenden

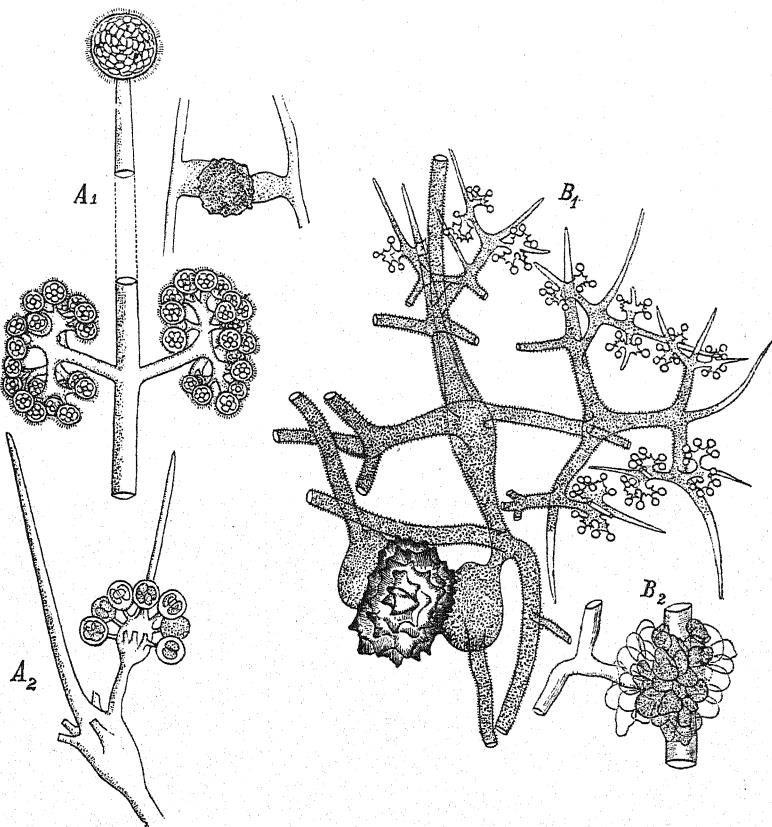


Fig. 42. *A* 1 *Thamnidium elegans* Link, endständiges Sporangium und seitständige Sporangiolen; 2 *Th. Fresenii* (v. Tiegh. et Le Monn.) Schröt., Sporangiolen, endständiges Sporangium nicht mehr ausgebildet. *B* *Chaetocladium Brefeldii* v. Tiegh. et Le Monn., 1 Konidienträger und Zygospore, 2 Mucor-Hyphé mit Haustorien von *Chaetocladium*. (*A*, nach Bainier, *A<sub>2</sub>* nach v. Tieghem et Le Monnier, *B* nach Brefeld.)

Sporen sinkt schließlich auf eins herab, die Wand der einen Spore verschmilzt mit der Wand des Sekundärsporangiums, womit letzteres zur Konidie wird. Das ehemalige primäre Sporangium ist bei manchen Formen noch als kopfige Anschwellung erkennbar, bei anderen wird es noch mehr zurückgebildet und erscheint nur noch als ein zylindrischer Konidienträger.

Bei den *Entomophthoraceae* werden nur noch Konidien hervorgebracht. Die Konidien von *Conidiobolus* können unmittelbar zu einem Konidienträger auskeimen, der sofort zur Konidienbildung schreitet. Jeder Konidienträger bringt nur eine Konidie hervor und geht dann zugrunde. Anfangs verläuft die Wand, die Konidie und Träger voneinander abgrenzt, gerade. Dann wölbt sie sich leicht in den Konidienträ-

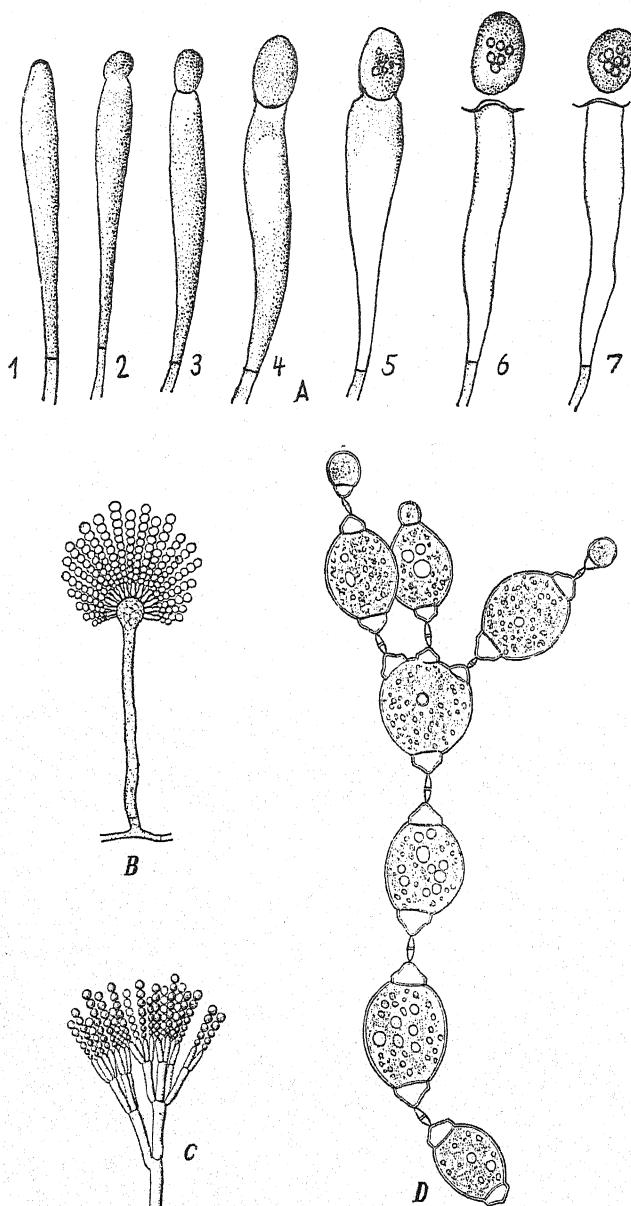


Fig. 43. *A* *Conidiobolus* spec. Konidienabschleuderung. *B* *Aspergillus herbariorum* Wigg. Konidienträger. *C* *Penicillium crustaceum* L. Konidienträger. *D* *Sclerotinia urnula* (Weinm.) Rehm. Chlamydosporenkette, die Chlamydosporen durch Disjunkturen getrennt. (*A* Original, *B* nach Kny, *C* nach Brefeld, *D* nach Woronin; *B-D* aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

mehren. Nach dem Absterben der Tiere keimen diese Körper zu einem Schlauch aus, der die Leiche durchbohrt und ins Freie vordringt. Am freien Ende werden die Konidien abgeschnürt, die in der gleichen Weise wie bei *Conidiobolus*, *Pilobolus* usw. abge-

ger hinein und spaltet sich in zwei Lamellen. Gegen die Reife zu gibt der ganze Konidienträger starke Glykogenreaktion. Bei der Reife wandelt sich das Glykogen in Zucker um. Der im oberen Teil blasige Konidienträger nimmt infolgedessen aus dem Mycel sehr viel Wasser auf, wodurch in ihm ein starker Druck entsteht. Die trennende Wand zwischen Konidie und Träger wird dadurch in die Konidie vorgewölbt und die Konidie mit großer Wucht vom Träger abgeschleudert (Fig. 43 A). Die Gattung *Completozia* lebt im Innern des Substrates, z. B. in Farnprothallien. Die Konidienträger dringen an die Substratoberfläche vor, indem sie die Zellwände durchbohren. Die Konidien werden dadurch abgeworfen, daß der Träger im oberen Teil infolge starken Turgordruckes zerreißt und samt der Konidie abgeschleudert wird.

Bei den *Entomophthoraceae* ist das Mycel stark rückgebildet, da es in den befallenen Tieren lebt, wie z. B. bei *Entomophthora* und *Empusa*. Das Mycel zerfällt hier im Tierkörper in einzelne Zellen oder kürzere Zellverbände, die sog. Hyphenkörper, die sich durch Sprossung ver-

schleudert werden. Die abgeschleuderten Konidien umgeben als weiße Massen die toten Insekten (als sogenannter „Hof“), was besonders bei den an Fensterscheiben haftenden toten Fliegen gut zu beobachten ist, die durch *Empusa Muscae* abgetötet wurden. Zwischen den Konidienträgern von *Entomophthora* sind noch dünne, als Paraphysen bezeichnete Fäden zu sehen, die wahrscheinlich nichts anderes als sterile Konidienträger sind. Außerdem haftet sich das aus den toten Insekten hervorberechende Mycel mittels Rhizoiden an die Unterlage, auf der das tote Insekt liegt, fest. Die Konidienträger der ebenfalls in Tieren lebenden *Basidiobolus*-Arten besitzen ähnliche Gestalt und Konidienabschleuderung wie die der *Entomophthoraceae*. Bekannt ist der in Fröschen lebende *Basidiobolus ranarum*.

Die Konidienträger der höheren Formen, so besonders der *Fungi imperfecti*, lassen den phylogenetischen Umbildungsprozeß nicht mehr erkennen und erscheinen von vornherein als Konidienträger, an denen exogen Konidien abgeschnürt werden. Bei *Aspergillus* ist noch ein Anklang an die *Syncephalastrum*-Reihe zu sehen, da der Konidienträger noch kopfig angeschwollen ist. Aus der Anschwellung wachsen Sterigmen heraus, die an ihrem Ende kettenförmig Konidien abschnüren (Fig. 43 B). Bei manchen *Aspergillus*-Arten sind die Konidien bereits einkernig. *Penicillium* besitzt Konidienträger, die am Ende nicht mehr kopfig angeschwollen, dagegen vielfach verzweigt sind. An den Endzweigen entstehen kurze Äste, auf denen in Mehrzahl wieder kleinere Äste entspringen, die sogenannten Metulae. Auf diesen entspringen dann die Sterigmen in Wirteln angeordnet. Die Sterigmen sind an ihrem Ende zu einer Spalte ausgezogen, die zu einem kleinen Köpfchen anschwillt, der jungen Konidie. Unter der Konidie entsteht wieder eine Konidie und so fort, so daß Konidienketten zustandekommen (Fig. 43 C). Die Konidienträger von *Penicillium „crustaceum“* neigen zu Korenembildung, indem sich viele Träger parallel aneinanderlegen und zu säulchenartigen Gebilden werden. Ihre Bildung kann man leicht auslösen, wenn man *Penicillium*-Konidien auf eine Zitronenscheibe aussät, die Scheibe bis zur üppigen Entwicklung des Pilzes feucht hält und dann plötzlich austrocknen läßt. In der Regel stellen sich dann nach einigen Tagen Korenien ein (vgl. Fig. 38).

Im Gegensatz zu den *Ascomycetes*, wo die Konidienbildung weit verbreitet und bei manchen Formen fast ausschließlich vorhanden ist (den sogenannten *Fungi imperfecti*), spielt die Konidienbildung bei den *Basidiomycetes* keine Rolle mehr für die Verbreitung. Bei einigen Arten kommen zwar Konidien noch vor, so bei *Polyporus annosus*, manchen *Coprinus*-Arten u. a., wo sie entweder, wie bei der erstgenannten Form, noch an typischen Konidienträgern gebildet werden, oder nur an kurzen, nicht mehr als Konidienträger ausgebildeten Hyphen, wie bei den *Copri*; doch treten sie gegenüber den Hauptfruchtformen, den Basidien, in den Hintergrund. Wo sie bei den *Basidiomycetes* vorkommen, scheinen sie ausschließlich der Haplophase, seltener der Diplophase, anzugehören.

Manche Pilze, besonders *Ascomycetes*, bilden mehrere Formen von Konidien aus, so z. B. *Neurospora*. Hier entstehen an bämchenartig verzweigten Trägern größere, sogenannte Macrokonidien, und kleinere, sogenannte Microkonidien. Die letzteren werden manchmal, allerdings zu Unrecht, als Spermatien bezeichnet, da sie befruchtend wirken können (s. Pycnosporen).

Bei Konidien, die in Ketten gebildet werden, finden sich zwischen den einzelnen Konidien häufig kleinere Zellen, die Disjunktoren, wie wir sie schon bei *Albugo* kennengelernt haben. Besonders ausgeprägte Disjunktoren besitzen die Konidienketten von *Sclerotinia Urnula* (Fig. 43 D). Ursprünglich haften die Konidien mittels der Querwände, die sie voneinander trennen, fest zusammen. Die Querwand spaltet sich aber

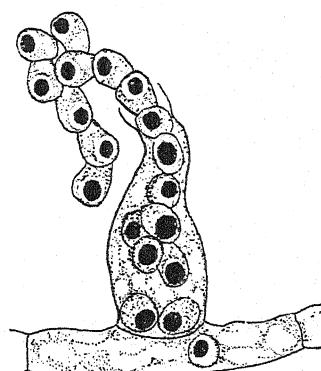


Fig. 44. *Bombardia lunata* Zickl.  
Pyrenidium Pycnosporen entleerend,  
sog. „Spermatien“. (Nach Zickler.)

bald in zwei Lamellen, die in ihrer Mitte nach der Außenseite je einen kleinen konischen Vorsprung ausbilden, den Disjunktior. Die Konidien haften nunmehr nur noch locker aneinander und können durch Insekten oder durch Luftzug leicht getrennt werden. Ähnliche Disjunktoren finden sich auch bei manchen Uredosporen.

**Pycnosporen.** In manchen Fällen werden die Konidien in flaschenförmigen Behältern ausgebildet, oder die Konidienträger entstehen im Innern von krugförmigen Gehäusen. Man spricht dann von Pycnidien, womit man die Behälter bzw. die Gehäuse bezeichnet, und von Pycnosporen (vgl. Fig. 39). Pycnidien finden sich zahlreich bei manchen *Fungi imperfecti*, so bei den *Sphaeropsidales*, die davon ihren Namen erhalten haben, desgleichen bei den *Uredinales*. In den Behältern lagern zahlreiche Konidienträger zu Palisaden angeordnet, die an ihrer Spitze einzeln oder in Ketten Konidien abschnüren. Die Konidien oder Pycnosporen sind kugelig, eiförmig, länglich oder fadenförmig. Sie bestehen aus einer, zwei oder mehreren hintereinanderliegenden Zellen, oder sie sind mauerförmig unterteilt.

Die größte Bedeutung besitzen die Pycnidien und Pycnosporen der *Ascomycetes* und *Uredinales*, da sie nach manchen Autoren sogenannte „Spermatien“ darstellen sollen, d. h. männliche Geschlechtszellen. Bei *Bombardia lunata* (Zickler 1937) werden solche „Spermatien“ in flaschenförmigen Zellen gebildet (als Endokonidien; Fig. 44). Es wurde beobachtet, daß solche Konidien oder Pycnosporen mit den Trichogynen der Ascogene verschmelzen können, wobei die Wand zwischen Pycnospore und Trichogyne aufgelöst wird und der Inhalt der Pycnospore in die Trichogyne überwandert, der Kern dann weiter in das Ascogon vordringt, sich mit einem Ascogonkern paart und später im Ascus auch mit diesem verschmilzt. Auf Grund dieser Tatsache wurden die Pycnosporen als männliche Zellen, als Spermatien, bezeichnet.

Die gleichen Erscheinungen hat man bei den *Uredinales* beobachtet (Craigie 1927), wo die Pycnosporen nicht in flaschenförmigen Zellen, sondern in Gehäusen, in Pycnidien entstehen. „Befruchtet“ man hier mit Pycnosporen, die aus einer Einsporpustel hervorgegangen sind, andere Einsporpusteln, so treten in diesen letzteren Aecidien und Aeciosporen auf, die „sonst“ erst nach einer Befruchtung in Erscheinung treten. Dadurch ist bewiesen, daß bei den getrenntgeschlechtigen *Uredinales* (so z. B. bei *Puccinia graminis*) die Pycnosporen Aecidienvbildung auslösen. Soweit stimmen die Tatsachen mit denen der *Ascomycetes* überein, sofern bei diesen überhaupt Pycnosporen ausgebildet werden. Trotzdem ist es nicht möglich, die Pycnosporen als Spermatien zu bezeichnen, obwohl sie zweifellos Aecidienvbildung auslösen können. Für ihre Spermatiennatur hat man die Tatsache ins Feld geführt, daß es oft nicht gelingt, sie zum Keimen zu bringen, was für viele Pycnosporen der *Ascomycetes* heute noch gilt. Bei den Uredineen-Pycnosporen ist die Keimung jedoch festgestellt; auch die Mikronidien von *Neurospora*, die ebenfalls Spermatien darstellen sollten, keimen in künstlicher Kultur. Daraus ist aber schon ihre vegetative Natur erwiesen.

Die Unmöglichkeit, sie als Spermatien zu bezeichnen, wird aus den Versuchen von Craigie deutlich ersichtlich. Es hat sich nämlich bei *Puccinia graminis* herausgestellt, daß die Pycnosporen nicht nur „männlich“, sondern auch „weiblich“ sein können. Befruchtet man eine Anzahl von Einsporpusteln, die nur Pycnidien hervorbringen können, mit Pycnosporen, die aus einer einzigen Spore hervorgegangen sind, so tritt nicht, wie bei einer männlichen Natur der Pycnosporen zu erwarten wäre, in allen befruchteten Einsporpusteln Aecidienvbildung ein, die das Anzeichen dafür ist, daß tatsächlich Befruchtung stattgefunden hat, sondern nur bei einem Teil der Pusteln. So trat in einem konkreten Fall in Craigies Versuchen unter 74 befruchteten Einsporpusteln nur bei 30 Pusteln Aecidienvbildung ein, bei den restlichen 44 dagegen nicht. Bei der geringen Zahl der Pusteln stimmt die Zahl gut mit dem bei Getrenntgeschlechtigkeit zu erwartenden Verhältnis 1 : 1 überein. Das besagt aber nichts anderes, als daß die Einsporpusteln zwei verschiedenen Geschlechtern angehören müssen und damit auch die von ihnen hervorgebrachten Pycnosporen, d. h. die Pycnosporen sind zur Hälfte männlich und zur Hälfte weiblich. Da die Pycnosporen ferner keimen und ein Mycel ergeben können, so sind sie keine Spermatien, sondern Konidien, Nebenfruchtfarben, die normalerweise ein Mycel ergeben, daneben aber auch als Befruchtungszellen fungieren können. Man

hat weiterhin beobachtet, daß aus manchen Pycnosporen ein Mycel hervorgeht und die Hyphen dieses Mycels erst die Befruchtung mit einer Hyphe des entgegengesetzten Geschlechts vollziehen. Haben die Pycnosporen Gelegenheit, schon vor ihrer Keimung auf eine entgegengesetzte geschlechtige Hyphe zu stoßen, so keimen sie nicht mehr zu einem Mycel aus, sondern verschmelzen sofort als Konidien mit der betreffenden Hyphe und erscheinen dann als echte Spermatien, was sie aber nicht sind, da sie nicht nur dem männlichen Geschlecht, sondern auch dem weiblichen angehören können, wie auch die „Trichogynen“ des anderen Geschlechts nicht Trichogynen sind, sondern vegetative Hyphen, die von jedem der beiden Geschlechter hervorgebracht werden können und höchstens als Empfängnishyphen, aber nicht als Trichogynen aufgefaßt werden können. Der Befruchtungsvorgang ist demnach weder bei den *Ascomycetes* noch bei den *Uredinales* eine Oogamie, sondern eine besondere Form der Somatogamie (s. Fortpflanzung), und die Ableitung der *Uredinales* und der *Ascomycetes* von den *Rhodophyta* ist damit unmöglich (s. System).

**Ascosporen und Ascus.** Die Ascosporen stellen die Hauptfruchtform der *Ascomycetes* dar und entstehen in einem bestimmt gestalteten Behälter, dem sogenannten *Ascus* (Schlauch), als das Produkt eines vorausgegangenen Sexualaktes und einer Kernverschmelzung im *Ascus*. Die im *Ascus* entstandenen Kerne umgeben sich mit einer Plasmaportion und einer Membran und werden zu Sporen. Bei den primitiven *Ascus*-Formen ist die Zahl der Ascosporen noch groß und unbestimmt, bei den typischen Asci beträgt die Sporenzahl dagegen meist acht, manchmal auch vier. Eine kleinere Zahl als acht Sporen kann dadurch entstehen, daß einige Kerne zugrunde gehen (*Tuber*) oder daß in eine Spore mehr als ein Kern eingeslossen wird (*Neurospora tetrasperma*). Stammen alle Sporen eines *Ascus* von einem einzigen Zygotenkern ab, so nennt man den *Ascus* einen *Eu-Ascus*, stammen dagegen die Sporen von mehreren Zygoterkernen ab, so spricht man von einem *Synascus* (*Protomyces*, *Pericystis*). Letztere Formen hat man zur Gruppe der *Synascles* zusammengeschlossen; doch ist es fraglich, ob sich die Gruppe aufrecht erhalten läßt. Die Asci entstehen entweder durch Umbildung der Kopulationszellen direkt aus diesen (*Endomycetaceae*) oder am Ende von bestimmten Hyphen, den ascogenen Hyphen, die sich durch ihre Paarkernigkeit auszeichnen. Die *Ascusanlage* vollzieht sich mit oder ohne Hakenbildung. Nach letzterem Verhalten lassen sich verschiedene Typen unterscheiden.

Den *Pyronema*-Typ und die vier *Sordaria*-Typen haben wir bei der Besprechung der Haken bereits kennengelernt. Diese Typen bezeichnet man auch als *Curvaseentypen*. Außerdem gibt es noch einige andere Typen der Ascusentstehung. Der sogenannte *Peziza-catinus*-Typ ist bei *Peziza catinus* und einigen anderen *Ascomycetes* verwirklicht. Hier entsteht an der ascogenen Hyphe kein Haken, sondern das Ende derselben ist gerade gestreckt. Die darunter liegende Zelle, die dem Hakenbogen von *Pyronema* entspricht, ist zweikernig, wie auch bei den Haken, und sie wächst zu einem seitlichen *Ascus* ohne Hakenbildung aus.

Der *Galactinia*-Typ (bei *Galactinia succosa* gefunden) unterscheidet sich vom vorigen dadurch, daß alle Zellen ein Kernpaar besitzen, auch die Endzelle. In der letzten Zelle verschmilzt das Kernpaar zum Zygotenkern und die Zelle wird zum *Ascus*. Daneben können bei der genannten Art jedoch auch Haken in Erscheinung treten, wobei die Hakenbogenzelle aber nicht zu einem *Ascus* auswächst, sondern eine sekundäre ascogene Hyphe hervorbringt, die nach dem *Galactinia*-Typ zum *Ascus* wird.

Der sogenannte *Rectasceen*-Typ kommt bei den niederen *Plectascales* vor. Die ascogenen Hyphen besitzen wie beim *Galactinia*-Typ paarkernige Zellen, nur entwickeln sich mehrere Zellen zu Asci, so daß die Asci perlschnurartig hintereinander stehen (vgl. Fig. 102 A).

(Bei *Laboulbenia* entstehen die „Asci“ nicht an ascogenen Hyphen, sondern aus Zellen, die ihrerseits durch Aufteilung des „Ascogons“ entstanden sind. Würde der „Ascus“ der *Laboulbeniales* wirklich ein *Ascus* sein, so würde er sich vor den übrigen Typen durch das Fehlen von ascogenen Hyphen auszeichnen. In gewisser Hinsicht erinnert die Entstehungsweise an manche *Taphrinales*. Es scheint allerdings, daß der *Laboulbenia*-*Ascus* trotz mancher Ähnlichkeit mit dem *Ascomycetes*-*Ascus* kein *Ascus* ist, sondern eher dem Gonimoblasten der *Rhodophyceae* entspricht.)

Beim *Ophiostoma*-Typ (bei *Ophiostoma*-Arten) gehen die nackten Ascii nicht aus ascogenen Hyphen hervor, sondern aus Tochterzellen der fertilen Ascogonzzellen, die sich unter Auflösung der Ascogonzzellwände frühzeitig selbstständig gemacht haben. Die nackten Protoplasten, die zur Ascusbildung schreiten, lassen ähnliche Erscheinungen erkennen wie die Hakenbildung der anderen *Ascomycetes*. Die beiden Kerne teilen sich synchron, wobei ihre Spindeln wie im Haken schräg zueinander gestellt sind, und es entstehen drei Zellen wie beim Haken. Die eine Zelle, die dem Hakenbogen entspricht, erhält zwei Kerne, die beiden anderen, die der Hakenspitzen- bzw. der Hakenstiellzelle entsprechen, je einen Kern. Die zweikernige Zelle entwickelt sich zum Ascus. Abgesehen von der Wandlosigkeit der ascogenen Zellen und dem Fehlen von ascogenen Hyphen stimmt der *Ophiostoma*-Typ mit dem Hakentyp überein. Er dürfte wahrscheinlich als reduziert aufzufassen sein (vgl. Fig. 47, 1—3).

Die Ascii entstehen meist als eukaryotische Bildungen, d. h. nur ein Teil der Hyphen des Individuums wandelt sich in einen Ascus um. Bei den *Saccharomyces* entstehen sie jedoch in holokaryotischer Weise, indem sich der ganze Vegetationskörper, der ja meist nur aus einer einzigen Zelle besteht, in einen Ascus umwandelt. Bei den niederen *Ascomycetes* entstehen die Ascii frei am Mycel, ohne von einem Fruchtkörper eingeschlossen zu sein. Der Ascus heißt dann *Gymnoascus* oder *Exoascus*. Bei den

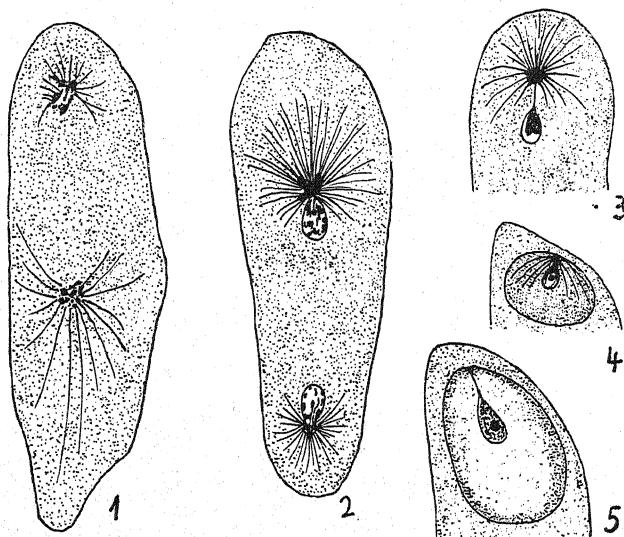


Fig. 45. Ascusentwicklung von *Phyllactinia corylea* Karst. (1—2) und Ascosporenentwicklung von *Erysiphe Cichoriacearum* DC., die Kerne besitzen eine „Strahlenonne“ oder Centrosphaere mit Centrosom, die Sporen werden aus dem Ascusplasma durch die Centrosphaere herausgeschnitten (3—5). (Nach Harper.)

höheren Formen ist er stets in einem Fruchtkörper eingeschlossen (Peritheien und deren Abarten) oder wenigstens in der ersten Zeit (bei den meisten Apothecien). Bei den knollenförmigen Fruchtkörpern der hypogaeischen Formen (*Tuberales*, *Elaphomycetes*) und bei den *Plectascales* bleibt der Ascus ebenfalls während seiner ganzen Entwicklung vom Fruchtkörper eingeschlossen. Einen solchen Ascus kann man als Endoascus bezeichnen. Im Ascus findet nicht nur die Karyogamie statt, sondern auch die Reduktionsteilung. Der Ascus ist daher Zeugite und Gonotokont zugleich (Zeugite = Ort der Karyozexis [Kernverschmelzung]; Gonotokont = Ort der Gonenz(Sporen-)bildung). Bei den *Plectascales* sind die Ascii regellos im Innern des Fruchtkörpers angeordnet; bei den höheren Formen stehen sie in Palisaden; in wieder anderen Fällen sind sie entweder einzeln oder zu mehreren — im letzten Falle vielfach ebenfalls palisadenartig — in Kammern eingebettet, in sogenannte Loculi, und man unterscheidet demnach die *Plectascales* von den *Ascoconulares* und *Ascohymeniales* (vgl. Fruchtkörper der *Ascomycetes*).

Hinsichtlich der Ascosporenentstehung lassen sich drei Haupttypen unterscheiden, der Harpersche oder *Phyllactinia*-Typ, der *Tuber*-Typ und der *Ophiostoma*-Typ. Dem *Phyllactinia*-Typ (Harper 1905) gehören die meisten *Ascomycetes* an. Der Zygotenkern teilt sich dreimal, wodurch acht Sporenerne entstehen. Die Meiosis kann im ersten (am häufig-

sten) oder im zweiten (*Neurospora* u. a.) oder im dritten Teilungsschritt (*Sordaria*, diözische Rassen) stattfinden. Bei jeder Kernteilung tritt ein Centrosom und nach der dritten Teilung auch stets eine *Centrosphaere* (die bei den ersten beiden Teilungsschritten mitunter fehlen kann) in Erscheinung. Diese *Centrosphaere*, die einem schnabelartigen Fortsatz des Kernes oder unmittelbar am Kern entspringen kann, umgibt einen Teil des Plasmas um den Kern herum wie ein Mantel und schneidet den Plasmaballen samt dem Kern aus dem Ascusplasma heraus (Fig. 45). Die junge Spore ist in den meisten Fällen von Anfang an einkernig, in der reifenden Spore teilt sich der Kern ein oder mehrere Male, so daß die reife Spore zwei- oder mehrkernig ist. Bei der Reife verdickt sich die Wand und erhält vom Restplasma in manchen Fällen noch besondere Strukturen angelagert (Schleimhüllen, schleimige Anhängsel, Leisten, Stacheln usw.). Das übrige Restplasma (*Eiplasma*) dient der Ernährung der reifenden Spore und der Sporenausschleuderung, indem es in Zucker umgewandelt wird, der durch Wasseraufnahme den Ascus sprengt.

Beim *Tuber*-Typ (*Tuber aestivum*, *T. brumale*; Greis 1939) fehlt die Strahlensonne (*Centrosphaere*). Die (hier) vier Ascuskerne, die aus der Reduktionsteilung hervorgegangen sind, werden von einer dichten Plasmaportion umgeben, die sich vom übrigen Plasma des Ascus durch eine hyaline Zone abgrenzt (Fig. 46). Die hyaline Zone wird später zur Sporenwand. In jedem der vier Plasmaballen teilt sich jeder Kern zweimal, so daß die junge Spore vierkernig wird. Mitunter gehen eine oder mehrere Sporenanlagen zugrunde, so daß der Ascus unter Umständen nur einsporig ist. Die Sporen entstehen also bei *Tuber* durch Zerklüftung des Ascusplasmas in vier Portionen, die im *Eiplasma* eingebettet liegen. Vom Restplasma werden an die Sporenwand, die aus der hyalinen Zone entsteht, verschiedene Strukturen angelagert, die bei *Tuber aestivum* z. B. leisten-, bei *T. brumale* stachelförmig sind. Die Stacheln und Leisten entstehen dadurch, daß sich das *Eiplasma* an der Sporenoberfläche in dichtere Portionen anordnet, zwischen denen wiederum hyaline Räume ausgespart werden. Die dichten Portionen werden zu Stacheln oder Leisten, die hyalinen zu einem häutchenartigen Gebilde, das sich zwischen den Leisten und Stacheln hinzieht. Nach der Sporenröre verschwindet das Häutchen allmählich.

Beim *Ophiostoma*-Typ (Andrus und Harter 1937) entstehen die Sporen ähnlich wie bei *Tuber*, ebenfalls ohne *Centrosphaere*. In dem Plasma, das die aus dem Zygotenkern hervorgegangenen Tochterkerne enthält, differenziert sich eine zentrale Zone heraus, von der Protuberanzen ausstrahlen. Jede Protuberanz erhält einen Kern und umgibt sich dann mit einer Membran, worauf die Sporenbildung abgeschlossen ist (Fig. 47). Die zentrale Plasmaparte, die die Kerne enthält, kann sich manchmal durch

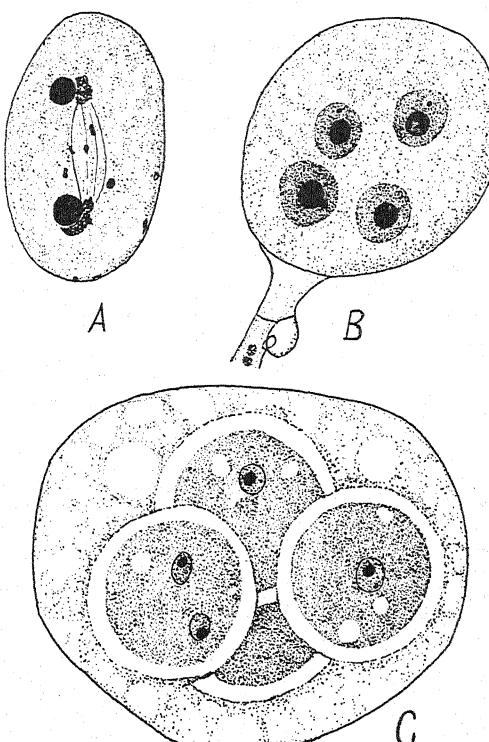


Fig. 46. Ascosporebildung von *Tuber aestivum* Fr.  
A Reduktionsteilung im Ascus, B Vierkernstadium des Ascus, C Herausschneidung der Sporen aus dem Ascusplasma ohne *Centrosphaere*. (Original.)

eine Membran vom übrigen Plasma absondern (Artefakt?, da nicht immer vorhanden). Die Sporenenstehung von *Tuber* und *Ophiostoma* erinnert an die Sporenbildung in den Sporangien der *Zygomycetes*, bei denen die Sporen ebenfalls durch Zerkleüfung des Sporangienplasmas entstehen.

Die Gestalt des Ascus ist bei den einzelnen Familien verschieden. Er ist entweder rundlich, eiförmig oder meist schlauchförmig. Vielfach ist er lang gestielt und enthält dann nur im oberen Teil die Sporen (die *pars sporifera* der Systematiker). Manche Asci lassen am Scheitel einen Porus erkennen (z. B. *Sordaria*), der während der Sporenlreife entsteht, und durch den die Sporen austreten. Ein großer Teil der Asci reißt bei der Reife am Scheitel unter dem Druck des Periplasmas unregelmäßig auf; bei anderen Formen ist ein Deckel vorgebildet, der bei der Sporenlreife durch den Plasmadruck abgesprengt wird. Die erstgenannten Asci werden als *in operculat*, die letzten als

*operculat* bezeichnet (operculum = Deckel, inoperculum = ohne Deckel). Viele Asci färben sich am Scheitel mit Jod mehr oder minder blau, was von den einen als *Zellulose*-, von den anderen als *Amyloidreaktion* bezeichnet wird. Manche Asci besitzen stark verdickte Basalwände (vgl. Fig. 48), andere sind zweiteilig und bestehen aus einer äußeren und inneren Wand.

Nach dem morphologischen Bau und dem zytologischen Geschehen lassen sich verschiedene Ascusformen unterscheiden, die phylogenetisch von Bedeutung sind. Am meisten Schwierigkeit in der Deutung bereitet der Ascus von *Protomyces*. Wenn das Mycel von *Protomyces* zur Fruktifikation schreitet, so entstehen dickwan-

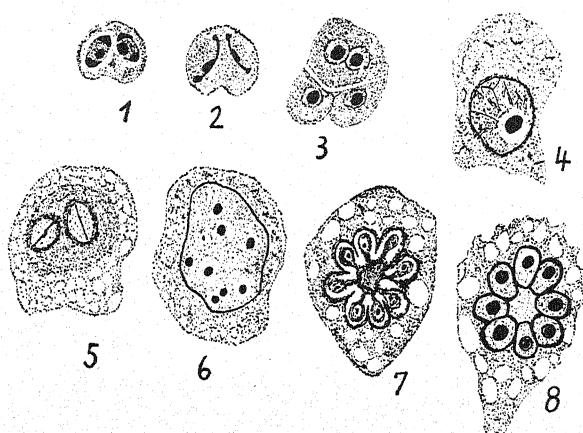


Fig. 47. Ascosporebildung bei *Ophiostoma*. 1—3 *Ophiostoma montiforme* (Hedgec.) Syd. 4—8 *Oph. fimbriatum* (Ell. et Halst.) Nannf. 1 Synchron. Teilung des Kernpaars unter Schrägstellung der Spindelin, 2 ebenso, 3 Bildung von nackten Haken-, „Zellen“, 4 Zygotenkern, 5 Tochterkerne des Zygotenkernes, 6 acht Tochterkerne, aus dem Zygotenkern hervorgegangen, vom Ascusplasma durch eine Wand abgegrenzt, die auch fehlen kann, 7 aus der Zentralplasmaptionstrahlen Protuberanzen aus, die späteren Sporen, 8 fertige Sporen, noch eckig, später sich abrundend. (Nach Andrus und Harter.)

dige, sporenartige Gebilde, die Chlamydosporen. Die Chlamydospore ist ein sogenannter Hypoascus. In ihm findet die Kernverschmelzung statt (Fig. 49, 51 B), und zwar verschmelzen viele Kernpaare zu je einem Zygotenkern, so daß der Hypoascus viele Zygotenerkerne enthält (sogenannter Synascus). Die Wand des Hypoascus ist stark verdickt und man bezeichnet ihn daher als einen Skleroascus. Der Skleroascus, also der sklerotisierte Hypoascus, keimt mit einem blasenartigen Epiascus aus. Ob die Reduktionsteilung im Hypo- oder Epiascus stattfindet, ist noch unsicher. Die Sporen entstehen im Epiascus in einem wandständigen Plasmaschlauch. Jeder der wandständigen Kerne teilt sich in vier Kerne, deren jeder zu einem Sporenkern wird, sich mit einem Plasmaballen umgibt und sich behäutet. Die wandständigen Kerne, aus denen die vier Tochterkerne hervorgehen, nennt man Sporenmutterkerne. Von Büren (1915) nimmt an, daß bei der Teilung der Sporenmutterkerne die Reduktionsteilung stattfinde, und bezeichnet daher den Ascus als einen Synascus, da er eine größere Zahl von Zygotenerkerne enthält. Damit fällt der Ascus aber vollständig aus dem Rahmen der sonstigen Asci heraus. Es wäre auch nicht ausgeschlossen, daß die Meiosis in der Chlamydospore, also im Hypoascus, abläuft. Wie dem auch sei, der Ascus von *Protomyces* hat viel mehr Ähnlichkeit mit einer *Zygomyceten*-Zygospore als mit dem typischen Ascus. Es läßt sich

viel eher der Standpunkt vertreten, daß der Hypoascus der Zygospore der *Mucoraceae* entspricht und der Epiascus dem Keimsporangium der *Mucoraceae*. Wir haben bei der Beobachtung der Sporangien schon gesehen, daß diese bei *Mucor* und *Phycomyces* vielfach an einem unmittelbar aus der Zygospore hervorgehenden Sporangienträger stehen. Faßt man den Hypoascus von *Protomyces* als der Zygospore homolog auf, den Epiascus als Keimsporangium — und wir werden sehen, daß der Ascus nichts anderes ist als ein Keimsporangium —, so kann man *Protomyces* als einen *Zygomycetes*-Vertreter oder als

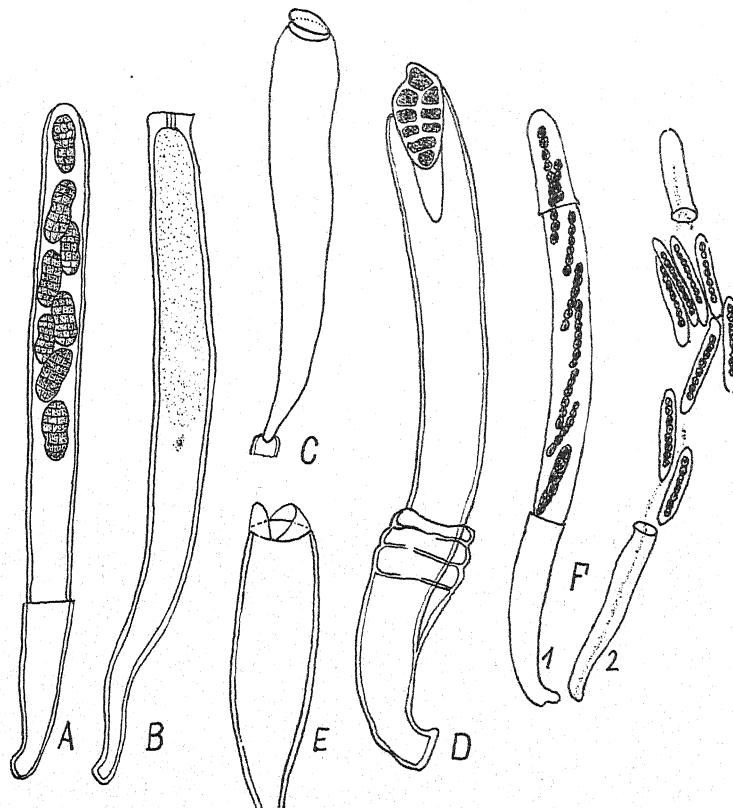


Fig. 48. Verschiedene Ascusformen. A Ascus von *Pleospora herbarum* (Pers.) Rabh., B von *Sclerotinia Sclerotiorum* Lib., C von *Ascobolus furfuraceus* Pers., D von *Sphaeria Scirpi* De Bary, E von *Ascozonus* spec., F von *Sporormia bipartita* Cane, F, primäre Ascuswand zerrissen (oben und unten als Hauben sichtbar), sekundäre Wand in die Länge gestreckt, enthält den größten Teil der Sporen, F, sekundäre Wand aufgelöst, primäre Wand überdauernd. (A—D nach De Bary, E und F aus Gwynne-Vaughan.)

einen primitiven *Ascomyceten* betrachten. Bei dem Keimsporangium der *Zygomycetes* kommt es häufig vor, so bei *Phycomyces*, daß die Reduktionsteilung nicht in der Zygospore stattfindet, sondern erst im Keimsporangium. Die Zygospore besitzt aber, ebenso wie der Hypoascus von *Protomyces*, mehrere Zygogenkerne, die sich in der Zygospore oder erst im Keimsporangium (manchmal findet bei einer Zygospore beides statt) der Reduktionsteilung unterziehen. Würde daher bei *Protomyces* die Reduktionsteilung wirklich, wie von Büren annimmt, im Epiascus ablaufen, so wäre es keine Schwierigkeit, den Epiascus als ein *Zygomyceten*-Keimsporangium aufzufassen, und die sonstigen Bedenken wären damit zerstreut. Faßt man den Epiascus aber als Ascus auf, wie es Verf. tut, so ergibt sich ebenfalls keine Schwierigkeit in der Beurteilung des Ascus von *Protomyces*.

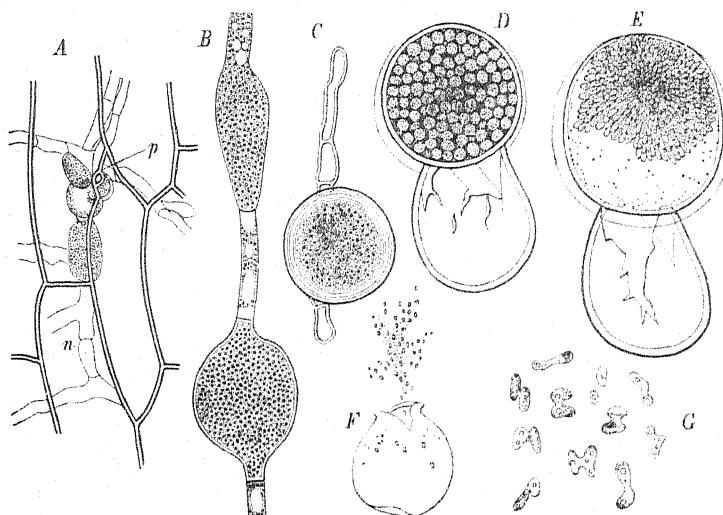


Fig. 49. *Protomyces macrosporus* Unger. A Mycel mit jungen Chlamydosporen, B junge, C reife Chlamydospore, D, E mit einem Epiascus keimende Chlamydospore (= Hypoascus), in den Epiasci Sporen in verschiedenem Reifungszustand, F sich entleerender Epiascus, G kopulierende Ascosporen. (Nach De Bary, aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

Wir haben dann den primitivsten Ascus vor uns, der seine Herkunft aus dem *Zygomycetes*-Keimsporangium noch voll erkennen läßt. Der Epiascus besitzt wie das Keimsporangium bei *Phycomyces* mehrere Zygogenkerne, die aus dem Hypoascus (der Zygospore) einwandern, und die im Epiascus (dem Keimsporangium) reduziert werden. So stellt der *Protomyces*-Ascus den primitivsten Ascus überhaupt dar.

Man kann sich nun vorstellen, daß die Sklerotisierung des Hypoascus (der ehemaligen Zygospore) unterbleibt, daß die Kernverschmelzung und die Reduktionsteilung am gleichen Ort stattfinden und eine Scheidung zwischen Epi- und Hypoascus nicht mehr eintritt. So erhielte man einen Ascus, wie wir ihn bei *Pericystis* finden (vgl. Fig. 89). Hier verschmelzen zwei Zellen miteinander, der Inhalt der einen wandert in die andere, und über der Zelle, die die Kerne erhalten hat, entwickelt sich ein Ascus, in dem die männlichen und weiblichen Kerne verschmelzen. Der Ascus besitzt, wie der von *Protomyces*, mehrere Zygogenkerne. Die Kerne ordnen sich wandständig an und untergehen eine Reihe von Teilungen (die erste ist wahrscheinlich die Reduktionsteilung), so daß Ballen von Kernen entstehen, die sich mit einer kleinen Plasmaportion umgeben und zu Sporen werden, die in dichten Ballen angeordnet sind. Der Ascus ist also ein Synascus. Er läßt sich leicht als modifizierter Ascus von *Protomyces* auffassen. Seine Herkunft aus

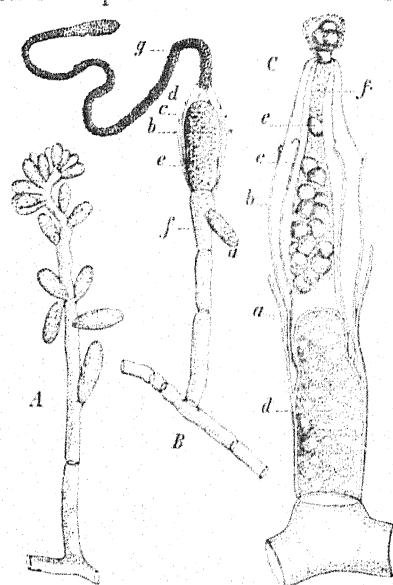


Fig. 50. *Ascoidea rubescens* Bref. A Konidienträger mit Konidien, B Sporangienträger (d) mit Konidie (a), junges Sporangium (c) durch die alten und entkeimten Sporangien (b, c, d) hindurchwachsend, Sporenmasse (g); C Ascus, d junger Ascus durch die alten und entkeimten Ascii (a, b, c) hindurchwachsend, f Sporenmasse mit Sporen (e) des soeben reifen Ascus. (Nach Brefeld, aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

den *Zygomycetes* tritt noch in der großen Zahl der Zygotenerne zu Tage, seine Ascus-natur ist jedoch schon gut ausgeprägt, wenn man hiermit den Ascus von *Endomyces* vergleicht.

Eine weitere wichtige Ascusform begegnet uns bei *Dipodascus* (vgl. Fig. 51 C). Wie bei *Pericystis* verschmelzen zwei Zellen miteinander, die vielkernig (*Dipodascus albidus*) oder einkernig sind (*Dip. uninucleatus*). Bei *Dipodascus albidus* Lagh. kommen durch den Befruchtungsvorgang viele männliche und weibliche Kerne in der Verschmelzungszelle zusammen. Die Kopulationszelle wächst zu einem schlauchartigen Gebilde aus. Von den vielen männlichen und weiblichen Kernen verschmilzt aber nur ein männlicher und ein weiblicher, während die restlichen Kerne früher oder später zugrunde gehen. Aus dem einen Zygotenkern gehen unter Reduktionsteilung und einer größeren Zahl weiterer Kern-Teilungen viele Ascosporen hervor, so daß der Ascus letzten Endes vielsporig ist, wie auch der von *Protomyces* und *Pericystis*. Doch gehen alle Sporen im Gegensatz zu diesen beiden Formen nur aus einem einzigen Zygotenkern hervor. *Dipodascus uninucleatus* Biggs enthält von vornherein nur zwei Kerne in der Kopulationszelle, da die verschmelzenden Zellen einkernig sind. Die vielen Ascosporen stammen ebenfalls alle von dem einen Zygotenkern ab. Die Herkunft des Ascus von *Dipodascus albidus* aus dem *Zygomyceten*-Keimsporangium kann man noch in der Vielzahl der Kerne erkennen (wie bei *Protomyces*). Er unterscheidet sich aber von dem Keimsporangium schon in vielen wesentlichen Punkten. Einmal ist der Hypoascus nicht mehr scharf differenziert, sondern nur noch angedeutet (Kopulationszelle); auch ist er nicht mehr sklerosiert (wie auch der von *Pericystis*, bei dem Hypo- und Epiascus zusammenfallen), sondern wächst ohne eine Ruhepause zum eigentlichen Ascus, dem Epiascus, aus. Der Hypo- und Epiascus sind zwar noch vielkernig (wie auch die homologen Zygosporien und Keimsporangien), aber nur ein einziger männlicher und ein einziger weiblicher Kern beteiligen sich an der Fortpflanzung, während die übrigen zugrunde gehen und höchstens noch einige ernährungstechnische Aufgaben zu erfüllen haben. Es tritt also eine Privilegierung zweier Kerne zu Sexualkernen ein (was übrigens bei den Kernen der Zygosporien mancher *Zygomycetes* schon angedeutet ist; siehe Fortpflanzung). Damit sind wir schrittweise von der Zygosporie und dem Keimsporangium der *Zygomycetes* zum Ascus der *Ascomycetes* gelangt. Sämtliche Sporen gehen aus einer einzigen Zygote hervor, und das ist das charakteristische Zeichen für den Ascus. Mit dem Ascus von *Dipodascus albidus* stimmt der von *Ascoidea* (Fig. 50, 51 D) überein, nur daß er die Erscheinung der Durchwachstung zeigt (s. Fortpflanzung).

Als ein primitiver Ascus ist auch der von *Endomyces* zu betrachten, der in vieler Hinsicht noch mit dem *Pericystis*-Ascus Ähnlichkeiten hat, aber sich wesentlich von diesem dadurch unterscheidet, daß seine Sporenzahl auf acht reduziert ist und alle Sporen aus einer einzigen Zygote abstammen (vgl. Fig. 51 E). Gemeinsam mit dem *Pericystis*-Ascus ist ihm, daß die Kopulationszelle und der Ascus noch ein und dasselbe sind, also noch nicht voneinander getrennt sind (bei *Dipodascus* ist die Trennung bereits angedeutet, indem der Ascus einen Auswuchs der Kopulationszelle darstellt). Doch kann man bei *Endomyces* darin, daß sich der Ascus stark kugelig vergrößert, schon eine Sonderung des Ascus von der Kopulationszelle erblicken, die bei einigen Arten noch dadurch schärfer in Erscheinung tritt, daß die Kopulationszelle Ansätze zu einem Auswachsen zeigt und der kugelige Ascus schwach gestielt erscheint. Die Sporen werden durch Zerfall der Ascuswand frei.

Der Ascus der *Saccharomyces* (Fig. 51 F) zeigt gegenüber dem *Endomyces*-Ascus nichts besonderes. Denkt man sich das Mycel bei den *Endomyces*-Arten reduziert, so daß die einzelnen Zellen ein selbständiges Leben führen, so ist man bei den Hefen angelangt. Die geschlechtlichen Hefen pflanzen sich in der Weise fort, daß zwei einzelne Zellen miteinander verschmelzen und die beiden verschmelzenden Zellen sich zum Ascus umbilden, oder der Inhalt der einen in die andere Zelle hinüberwandert und nur die letztere zum Ascus wird. Bei manchen *Endomyces*-Arten kommt parthenogenetische Entwicklung vor und eine Zelle wandelt sich ohne jeden äußerlich wahrnehmbaren Grund in einen Ascus um, indem aus dem haploiden Kern acht Kerne hervorgehen, die zu Sporenkernen werden. Wie bei manchen *Endomyces*-Arten, so kommen auch bei

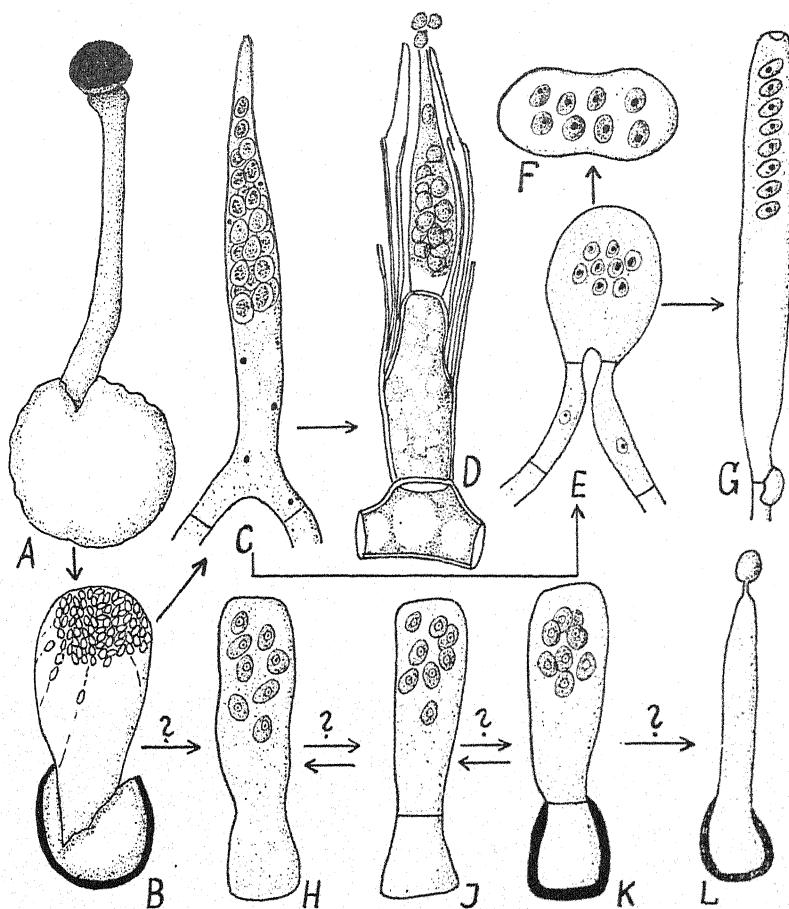


Fig. 51. Verschiedene Ascii und ihr phylogenetischer Zusammenhang. *A* Keimsporangium von *Pilobolus oedipus*, die Zygospore keimt statt mit einem Mycel unmittelbar mit einem Sporangium, sog. Keimsporangium; *B* Hypoascus (= Chlamydospore) von *Protomyces* keimt mit einem Epiaucus aus, der vielsporig ist; *C* Ascus von *Dipodascus albidus*; *D* Ascus von *Ascoidea rubescens*, die jungen, von der subascalen Zelle gebildeten Ascii durchwachsen die alten und entleerten; die Ascii von *B*—*D* sind noch vielsporig und bei *B* gehen die Sporen noch aus mehreren Zygotenernen hervor (sog. Synascus), während die Sporen bei *C* und *D* nur noch aus einem Zygotenern hervorgehen; *E* Ascus von *Endomyces*: er ist im Gegensatz zu den vorigen bereits achtsporig, kann aber bei manchen Arten sekundär viersporig werden; *F* Ascus von *Saccharomyces*, acht- oder viersporig; *G* typischer *Ascomyceten*-Ascus, achtsporig, am Grunde oft mit einem Haken; *H* Ascus von *Taphrina aurea*, ein dimerer Holosascus ohne Wand zwischen Hypo- und Epiaucus; *I* und *K* Ascus von *Taphrina deformans*, kann sklerotisierte Hypoascus aufweisen (*K*) oder nicht (*I*), Hypo- und Epiaucus durch eine Wand getrennt; *L* Ascus von *Taphrina Carpini* kann mit einer oder mehreren Sproßzellen auskeimen, Hypoascus sklerotisiert, oft nur leicht. *B*, *H*—*L* sind dimere Ascii, davon *K* und *L* Sklerotierer; *C*—*G* sind monomere Holoasci. (Alle Figuren Originale, schematisiert.)

manchen *Saccharomyces* neben den achtsporigen viersporigen Ascii vor. Da der Ascus der *Saccharomyces* in der überwiegenden Mehrzahl durch Umbildung des gesamten Vegetationskörpers, der ja zumeist nur aus einer einzigen Zelle besteht, hervorgeht, so ist er als holokarpischer Ascus anzusprechen. Bei manchen *Endomyces*-Arten kann es vorkommen, daß die einzelnen Zellen, die parthenogenetisch zu Ascii werden, schon vor ihrer Umbildung zu den Ascii aus dem Zellverband herausbrechen. In diesem Falle ist zwischen den Ascii der *Endomyces* und der *Saccharomyces* überhaupt kein Unterschied vorhanden, was phylogenetisch von Bedeutung ist.

Als besonderer Fall ist noch der Ascus der *Taphrinales* zu nennen (Fig. 51 H—L). Dieser Ascus besteht wie der von *Protomyces* aus zwei Teilen, aus einem Hypo- und einem Epiascus. Beide können im reifen Zustande voneinander durch eine Querwand geschieden sein (*Taphrina deformans*) oder nicht (*Taphr. aurea*). Der Hypoascus stellt eine Chlamydospore dar, wie jener von *Protomyces*, so bei *Taphrina deformans*, bei anderen Arten ist er nicht sklerotisiert. Der Hypoascus entsteht aus einem Befruchtungsvorgang, der allerdings schon sehr früh stattfindet, meist schon nach der Sporenkeimung. In dem letzteren Falle ist die Dikaryophase stark entwickelt. Bei der Reife des Mycels, d. h. bei der Erschöpfung des Nährsubstrates, wandeln sich die einzelnen Zellen in Chlamydosporen um, die bei günstigen Verhältnissen mit einem Epiascus auskeimen. Die Chlamydospore enthält nur einen Zygotenkern bzw. zwei Paarkerne, die später zu dem einen Zygotenkern verschmelzen. Alle Sporen des Ascus stammen dementsprechend von dem einen Zygotenkern ab. Die Ascosporen sprossen vielfach noch innerhalb des Ascus mit Sproßzellen, so daß der Ascus vielsporig erscheint. Der *Taphrina*-Ascus ist kein primitiver wie etwa bei *Protomyces*, sondern ein abgeleiteter (s. Verwandtschaftliche Beziehungen und Ableitung der Basidie aus dem Ascus); die *Taphrinales* sind nicht primitiv, sondern leiten sich aus den *Pezizales* ab. Unter Umständen kann die Ascosporenbildung ganz unterbleiben und an der Spitze des Epiascus werden konidienartige Gebilde abgeschnürt (Fig. 51 L). Wegen dieser Eigentümlichkeit hat man die *Taphrinales* auch schon als *Basidiomycetes* betrachtet (Lohwag), was aber doch zu weit gegangen sein dürfte, wenigstens solange die Zytologie derartiger Fälle nicht bekannt ist.

Mit den angeführten Fällen ist die Formenmannigfaltigkeit des Ascus erschöpft, der lange nicht so formenreich ist wie die Basidie. Wir haben im Vorstehenden nachzuweisen versucht, daß der Ascus eine Fortentwicklung des Keimsporangiums der *Zygomycetes* ist, wofür sich eine Reihe von Tatsachen anführen ließen. Man hat aber auch schon versucht, in dem Ascus nicht ein Keimsporangium, sondern ein Homologon zum Oogon der *Oomycetes* zu sehen (z. B. Lohwag). Doch hat man dabei übersehen, daß das Oogon eine primäre Bildung ist, die auch bei den *Ascomycetes* noch in Gestalt des Ascogons meistenteils vorhanden ist. Der Ascus ist gegenüber dem Oogon eine Neubildung und kann schon daher dem Oogon nicht homolog sein. Das Oogon charakterisiert sich neben anderem dadurch, daß in ihm die Sporen gebildet werden, was beim homologen Gebilde der Ascomycetes, dem Ascogon, nicht der Fall ist, und worin es sich ja auch als Weiterentwicklung erweist. Bei den typischen *Ascomycetes* sind Ascogon und Ascus stets voneinander getrennt, bei den niederen Typen fallen sie vielfach noch zusammen, so bei *Endomyces*. Bei *Protomyces* und *Dipodascus*, sowie *Ascoidea*, sind sie deutlich geschieden, obwohl noch keine Dikaryophase in Erscheinung tritt. Für die Deutung, daß der Ascus nicht ein weiterentwickeltes Oogon, sondern ein Keimsporangium ist, lassen sich wesentlich gewichtigere Momente anführen als für die Homologisierung des Ascus mit dem Oogon, die sich letzten Endes in jeder Hinsicht diametral gegenüberstehen.

Die Form der Ascosporen ist im Gegensatz zu der der Basidiosporen sehr mannigfaltig (Fig. 52). Sie können ein-, zwei- oder vielzellig sein. Die Wände der einzelnen Sporenzellen liegen in der Spore längs oder quer oder beides, so daß die Sporen mauerförmig zerteilt erscheinen. Die Gestalt ist rund, elliptisch, ei-, spindel-, hantel-, faden- oder häkchenförmig. Die Oberfläche ist glatt, mit Stacheln, Warzen oder Leisten bedeckt, manche besitzen eine Gallerthülle oder Gallertanhängsel. Manche der vielzelligen Sporen zerfallen bei der Reife in die einzelnen Zellen, besonders viele fadenförmige Sporen. Die Keimung erfolgt im allgemeinen nach der Entleerung der Sporen aus dem Ascus; doch kommt es bei manchen Formen auch vor, daß die Sporen schon innerhalb des Ascus keimen oder sprossen, wie z. B. bei den *Taphrina*-Arten. Die Keimung vollzieht sich mit einem oder mehreren Keimschlüchten, je nach der Zahl der Keimporen, die an den dickwandigen Sporen vorgebildet sind. Die dünnwandigen besitzen keine Keimporen. Die Entleerung der Ascosporen erfolgt bei vielen Formen einzeln; bei manchen hängen die Sporen zu einem Klumpen zusammen und werden gemeinsam aus dem Ascus entleert. Bei wieder anderen Formen werden die Ascus samt den Sporen aus den Fruchtkörpern herausbefördert, und die Sporen werden dann durch Zerfall des

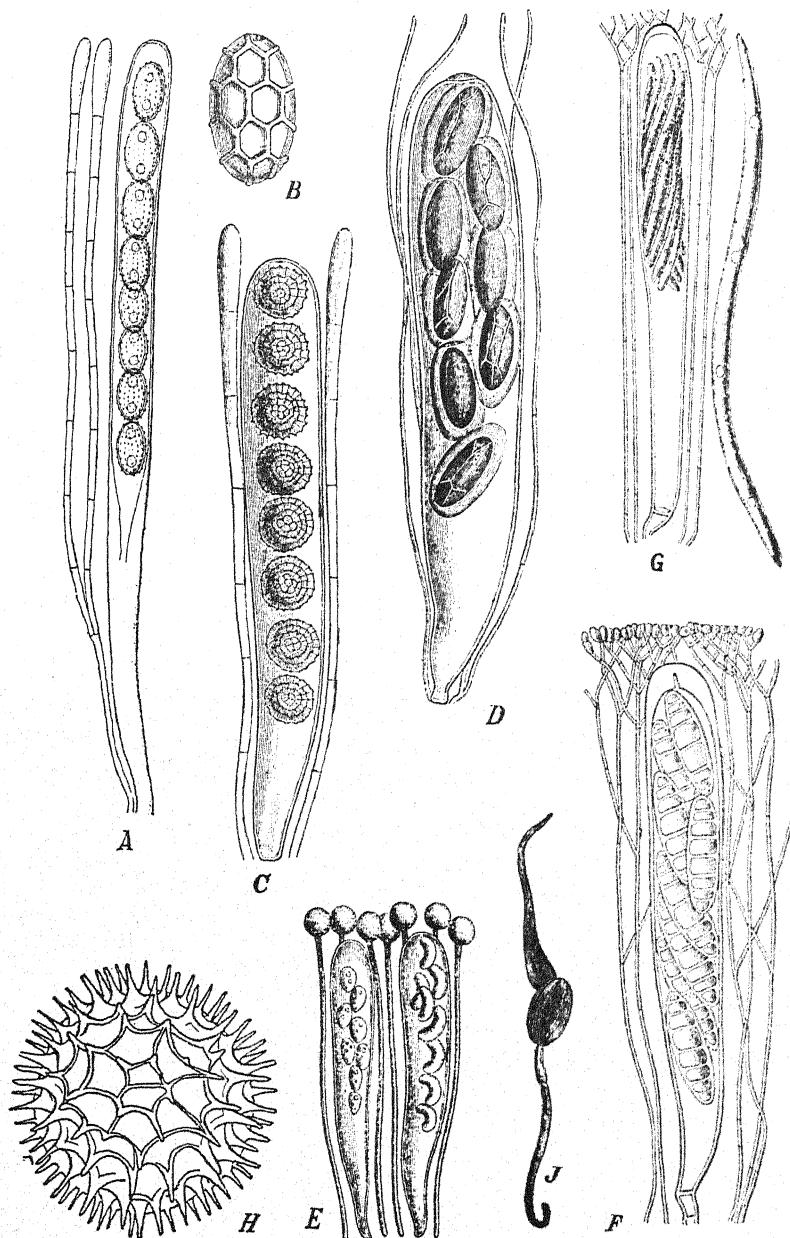


Fig. 52. Verschiedene Ascii und Ascosporen. *A* *Lachnea hemisphaerica* (Wigg.) Gill., *B* Ascospore von *Peziza aurantia* Müll., *C* Ascus mit Sporen von *Bouliera areolata* Cooke et Phill., *D* Ascus mit Sporen von *Ascolobus immersus* Pers., *E* Ascus mit Sporen und Paraphysen von *Orbilia coecinella* (Sommerf.) Karst., *F* Ascus mit Sporen und Paraphysen von *Patellaria atrata* (Hedw.) Fr., *G* Ascus mit Sporen und eine Spore von *Naemacyclus niveus* (Pers.) Sacc., *H* Ascospore von *Delastris rosea* Tul., *I* Ascospore mit schleimigen Anhängseln von *Sordaria fimiceda* Ces. et de Not. (*A*, *E*—*G* nach Rehm, *B* nach Lindau, *C* nach Phillips, *D* nach Boudier, *H* nach Ed. Fischer, *I* nach Woronin; alles aus Pfl.fam. I. Aufl.)

Ascus frei; endlich gibt es Formen, bei denen der Ascus schon im Fruchtkörper bei der Sporenlreife zerfließt, so z. B. bei *Chaetomium*.

**Basidiosporen und Basidien.** Wie für die *Ascomycetes* der Ascus, so ist für die *Basidiomycetes* die Basidie charakteristisch. Sie unterscheidet sich vom Ascus durch die exogene Sporenabschnürung. Diesen Unterschied hat man vielfach als so groß

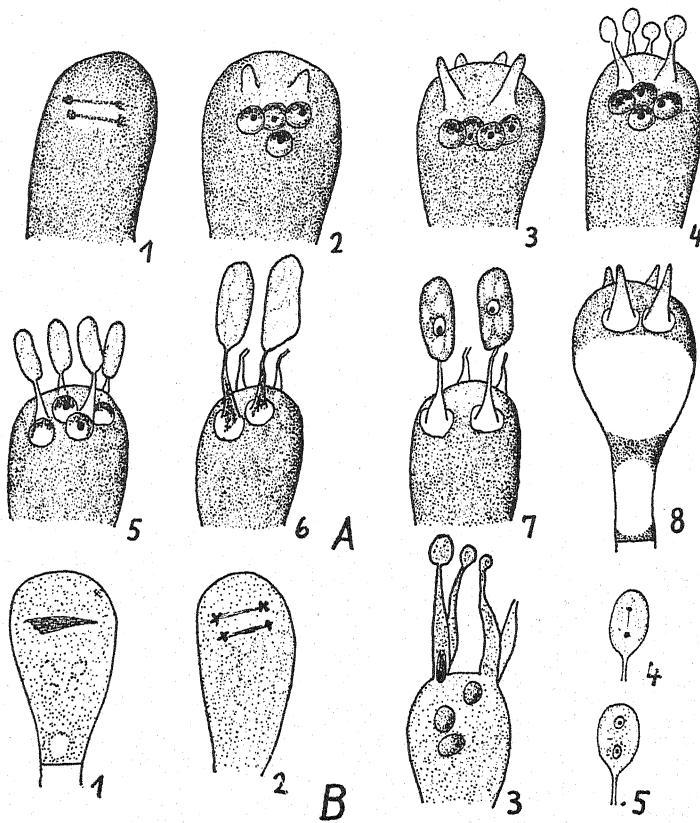


Fig. 53. Verschiedene Modi der Basidiosporenbildung. *A* bei *Lepiota acutesquamosa* Weim. In die Sporen wandern nur die Chromatinmassen ein, während die Kernmembranen in der Basidie unterhalb der Sterigmen als Blasen zurückbleiben; 1 zweite Teilung des Zygotenkernes, 2 Basidie mit vier Sporenkernen und jungen Sterigmen, 3 ebenso mit herangewachsenen Sterigmen, 4 ebenso mit jungen Sporen an den Sterigmen, 5 ebenso, 6 chromatische Masse der Basidienkerne wandert in die Sterigmen ein, an der Basis der Sterigmen die Kernwände, 7 die Kerne in den Sporen haben sich wieder mit einer Wand umgeben, am Grunde der Sterigmen die leeren alten Kernwände, 8 Basidie nach der Sporenausleerung mit den leeren Kernwänden am Grunde der Sterigmen und großen Vakuolen in der Basidie. *B* Sporenbildung bei *Hypochnus terrestris* Kniep; 1 Reduktionsteilung in der Basidie, 2 zweite Teilung des Zygotenkernes, 3 ein Kern wandert in ein Sterigma ein, wobei die Kernwand erhalten bleibt und der Kern stark deformiert wird, 4 Kernteilung in der Basidiospore, 5 reife Basidiospore. (*A* Original, *B* nach Kniep.)

betrachtet, daß man eine unüberbrückbare Kluft zwischen beiden Gebilden klaffen sah. In Wirklichkeit ist der Unterschied nicht so groß. Wie beim Ascus entstehen auch bei der Basidie die Sporen im Innern, wenn sie auch an die Oberfläche gerückt sind. Die Basidie stülpt nämlich kleine hörnchenartige Aussackungen aus, die Sterigmen, die nichts anderes sind als hohle Fortsätze oder Ausdehnungen der Basidienwand. Am Ende schwellen die Sterigmen zu kleinen Köpfchen an, die allmählich zu Sporen werden. Die Basidie und die jungen Sporen hängen bis zur Sporenlreife zusammen, so daß die Sporen inner-

halb der Basidienwand entstehen (Fig. 53). Das zytologische Geschehen bei der Sporenbildung ist das gleiche wie bei der Ascosporenbildung (Fig. 53). In der Basidie verschmelzen die beiden Kerne, die aus der Dikaryophase stammen; anschließend erfolgt Reduktionsteilung mit Geschlechtertrennung bei den diözischen Formen. Nur bei einigen Basidien erfolgen drei Teilungen (ähnlich wie beim Ascus), bei den meisten nur noch zwei, so daß die Zahl der Sporenerne vier beträgt. Die Kerne wandern dann, je einer, in ein Sterigma hinaus. Dabei lassen sich zwei Modi feststellen. Bei dem einen wandern die ganzen Kerne durch die Sterigmen und durch die engste Stelle der Sterigmen, den sog. Isthmus, in die Spore hinaus, wobei die Kerne stark deformiert werden

(Fig. 53 B); beim anderen bleibt die Wand der Basidienkerne in der Basidie zurück und nur die chromatische Masse allein wandert in die Spore hinaus (Greis 1937), was sich leicht daran feststellen läßt, daß die Wände als Blasen unter den Sterigmen zurückbleiben und die in die Sporen einwandernde Chromatinmasse an ihrem hinteren Ende nicht abgerundet, sondern unregelmäßig ist, woraus hervorgeht, daß sie von keiner Membran umgeben ist. In diesem Falle werden die Sporenkernmembranen in der reifenden Spore neu gebildet (Fig. 53 A). Die junge Spore erhält aus der Basidie in der Regel nur einen Kern, der sich in der Spore ein- oder mehrere-male teilen kann. Die Basidiosporen sind durchwegs einzellig, vielfach hyalin und dünnwandig, bei anderen Formen gefärbt (gelb, rostbraun, rötlich, dunkelbraun oder schwarz), oft auch dickwandig. Im letzteren Falle besitzt die Sporenwand einen oder mehrere Keimporen. Die Ein-

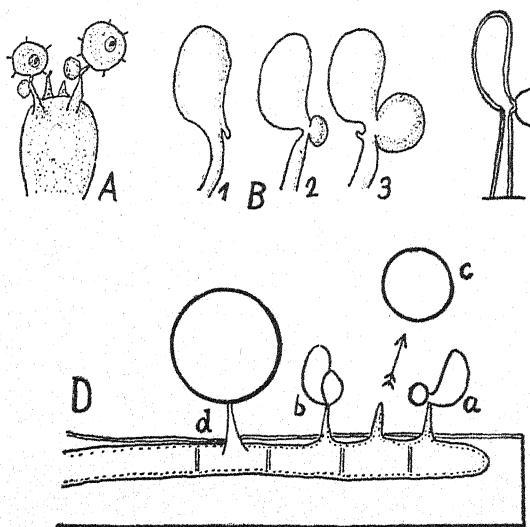


Fig. 54. Basidiosporeabschleuderung unter Tropfenausscheidung. A bei *Lactarius* spec., am Isthmus des Sterigma erscheint ein Flüssigkeitstropfen; B Sporeabschleuderung bei *Sporobolomyces* spec., unter der Spore erscheint an dem Sterigma ein Flüssigkeitstropfen; C Sporeabschleuderung bei *Coleosphaera cornea*, am Hilum der Spore erscheint ein Flüssigkeitstropfen; D Basidiosporeabschleuderung bei *Puccinia graminis* Pers., Tropfenausscheidung am Hilum der Sporen, bei a Tropfen soeben ausgeschieden, bei b abnorm großer Tropfen, bei d Tropfen hat die ganze Spore eingehüllt, bei c vom Tropfen eingehüllte Spore wird trotzdem abgeschleudert. (A Original, B nach Kluyver und v. Niels aus Gwynne-Vaughan, D nach Buller aus Lohwag.)

kernigkeit der Sporen kann nicht als Anzeichen dafür betrachtet werden, daß der Pilz etwa getrenntgeschlechtig ist und solche Pilze, die mehrkernige Sporen aufweisen, etwa monözisch seien. Innerhalb der Sporen umgeben sich die Sporen noch mit einer Membran, die mit der Basidienwand der Sporen verwächst, so daß beide vielfach nicht zu unterscheiden sind. An manchen Sporen ist die Basidienwand noch deutlich zu erkennen (als Hautfetzen).

Nach der Fertigstellung der Basidiosporen erscheint am sogenannten Hilum der Basidiosporen oder auch am Isthmus der Sterigmen ein Flüssigkeitstropfen, der oft bis zum halben Durchmesser der Spore anwachsen kann (Fig. 54). Kurz darauf wird die Spore abgeschleudert. Unterbleibt in vielen Fällen auch die Sporeabschleuderung. Man hat daraus geschlossen, daß unter Mitwirkung des Tropfens die Spore abgeschleudert werde. Buller (1922) glaubt, daß der Tropfen schwächend auf die Wand wirke, so daß eine Stelle geringeren Widerstandes entstehe, was zur Zerreißung der Wand und zur Abschleuderung der Spore führe. Lohwag (1938) ist der Ansicht, daß durch den ausgeschiedenen

Tropfen das Gleichgewicht Sterigma: Spore gestört werde, wodurch es zu einem Zerreißen der Sterigmenwand komme. Es scheint jedoch der austretende Tropfen eher ein Anzeichen für einen überhöhten Turgordruck in der Basidie zu sein, so daß der Tropfen nicht ein primäres Moment ist, sondern eine Folge des zu hoch gewordenen Druckes in der Basidie, die eben zur Tropfenausscheidung führt. Der Zusammenhang Sporenabschleuderung: Tropfen wäre demnach so zu erklären: Unterbleibt die Ausbildung des Flüssigkeitstropfens, so besagt dies, daß der Turgor in der Basidie zu klein ist und daher auch die Spore nicht abgeschleudert werden kann; erscheint dagegen ein Tropfen, sei es am Hilum der Spore oder am Isthmus des Sterigmas, so besagt dies, daß der Turgor in der Basidie so hoch geworden ist, daß das Sterigma am Isthmus aufgerissen ist und es zur Abschleuderung der Spore kommen muß. So ist die Tropfenausscheidung nicht eine Ursache für die Sporenabschleuderung, sondern eine Begleiterscheinung. Erscheint der Tropfen am Hilum der Spore, so besagt dies nur, daß die Hilumwand schwächer als die Sterigmenwand am Isthmus ist und die Flüssigkeit infolgedessen hier austritt. Gerade die Erscheinungen bei *Puccinia graminis* (Buller 1922) lassen es deutlich werden, daß der Tropfen am Hilum nicht für die Abschleuderung verantwortlich ist, da nämlich hier der Tropfen abnorm groß werden kann, die Spore völlig einhüllt und trotzdem die Spore abgeschleudert werden kann, offensichtlich nur deswegen, weil der Turgordruck der Basidie trotz des Austrittes von Flüssigkeit noch so hoch ist, daß es zur Sporenabschleuderung kommen kann. Damit stimmen auch die Fälle überein, in denen trotz der Flüssigkeitsausscheidung die Spore nicht abgeschleudert wird, weil der Turgordruck in der Basidie zu klein geworden ist, vielleicht wegen der großen ausgetretenen Flüssigkeitsmenge. Es darf z. B. nur die Wasseraufnahme der Basidie aus dem Fruchtkörper oder Mycel aus irgendeinem Grunde erschwert sein; ist dann die Umbildung des Basidiensinhaltes in Zucker zwar erfolgt, aber der Druck wegen der zu langsam Wasseraufnahme zu langsam angeschwollen, so kann bei einem bestimmten Druck die Sterigmenwand oder Hilumwand zwar reißen und Flüssigkeit austreten, aber die Spore wird nicht abgeschleudert, während sie bei rasch ansteigendem Druck (infolge guter Wasseraufnahme) abgeschleudert wird.

Die Kraft, mit der die Sporen abgeschleudert werden, ist bei den *Basidiomycetes* im Vergleich mit den *Ascomycetes* gering und die Schleuderstrecke beträgt nur wenige mm. Die geringe Schleuderkraft ist dem Hymenium der *Basidiomycetes* angepaßt, wenigstens bei den Lamellen und Poren besitzenden Pilzen. Hier würde eine zu große Schleuderstrecke der Verbreitung der Sporen hinderlich sein, da die Sporen an die jenseitige Lamelle oder Röhrenwand geschleudert würden. Die Verbreitung der *Basidiomycetes*-Sporen erfolgt bei manchen Formen durch Luftzug (*anemochor*), bei anderen, besonders den *Phallaceae*, durch Insekten und Schnecken (*zoochor*), teils wird auch das Regenwasser für die Verbreitung in Frage kommen (*hydrochor*).

Die Keimung der *Basidiomycetes*-Sporen erfolgt in künstlicher Kultur teilweise leicht, in anderen Fällen ist eine Keimung noch nicht erzielt worden, so bei den meisten *Gastromycetes*. Im allgemeinen erfolgt die Keimung mit einem Keimschlauch, der zum Mycel heranwächst. In anderen Fällen können die Sporen sprossen (manche *Ustilaginales*, *Auriculariales*, *Tremellales*). Die Sproßzellen sprossen entweder wieder oder keimen mit einem Mycel aus. Da die Basidien, die sprossende Sporen erzeugen, in ihrer Gestalt meist inkonstanter sind als die übrigen, so hat man sie auch als *Heterobasidien* bezeichnet, die Basidien, die Sporen hervorbringen, die mit Keimschlauch keimen, als *Homobasidien*, da ihre Gestalt konstanter ist (Patouillard 1900). Doch dürfte dieser Unterschied keine besondere Bedeutung beizumessen sein.

Bezüglich der Formenmannigfaltigkeit lassen sich bei der Basidie mehr Typen unterscheiden als beim Ascus. Die Einteilung ist verschieden, je nachdem man das eine oder andere Moment in den Vordergrund stellt. Zunächst ist festzustellen, daß es Basidien gibt, die keine Unterteilung durch Wände erkennen lassen. Solche Basidien nennt man *Auto-* oder besser *Holobasidien*. Sind sie dagegen durch Längs- oder Querwände unterteilt, so spricht man von *Septo-* oder besser *Phragmobasidien*. Sind die Wände quergestellt, so bezeichnet man eine solche Basidie als zum *Auricularia*-Typ gehörig (da bei *Auricularia* am typischsten ausgeprägt). Sind die Wände längsgestellt,

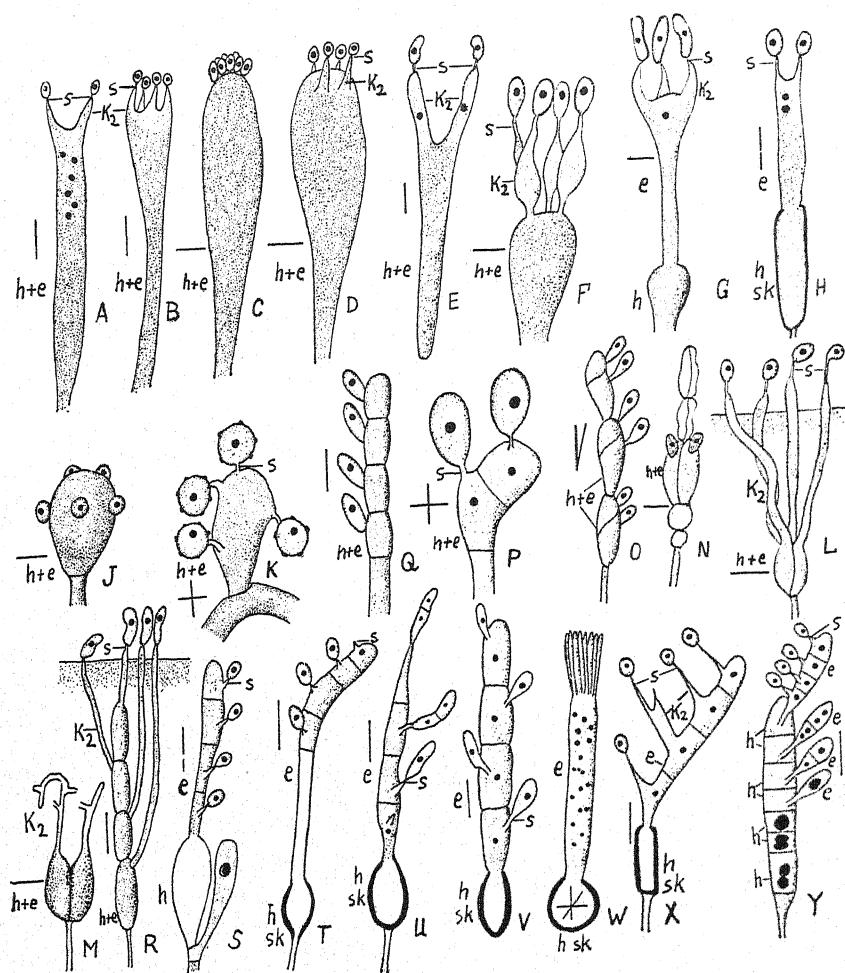


Fig. 55. Die Haupttypen der Basidien in phylogenetischer Beziehung. A achtkernige, zweisporige stichische Holobasidie; B viersporige stichische Holobasidie; C achtsporige chiastische Holobasidie; D viersporige chiastische Holobasidie; E zweisporige, stichische Holobasidie von *Dacryomyces* mit langen Keimschlüchen 2. Ordnung und kurzen Sterigmen; F chiastische Holobasidie von *Tulasneta* mit langen Keimschlüchen 2. Ordnung, die sich in die Sterigmen verjüngen, an denen die Sporen entstehen; die Basidien A-F sind monomere Holobasidien; G dimere chiastische Holobasidie von *Vuilleminia*, aus der Hypobasidie entspringt die Epibasidie mit vier Keimschlüchen 2. Ordnung, die sich in die Sterigmen verjüngen; H dimere stichische Sklero-Holobasidie von *Brachybasidium*, Hypobasidie ist sklerotisiert; die Basidien A-H sind akrogene Basidien; I pleurogene monomere Holobasidie von *Scleroderma* (chiastisch) mit 5-8 Sporen; K pleurogene monomere Holobasidie (stichisch-chiastisch) von *Tulostoma* mit vier Sporen; mit den Basidien A-K sind die Holobasidien in ihrer Formenmannigfaltigkeit erschöpft. L monomere chiastische Phragmobasidie von *Tremella* mit Längswänden, an langen Keimschlüchen 2. Ordnung werden auf kurzen Sterigmen die Sporen abgegliedert; M ebensolche Basidie von *Tremella*, deren Keimschlüche 2. Ordnung sich verzweigen; N monomere in Ketten stehende chiastische Phragmobasidie von *Sirobasidium albidum* mit Längswänden, Sporen sitzend an der oberen Hälfte der Basidizellen abgeschnürt; O monomere in Ketten stehende Basidien von *Sirobasidium Brefeldianum* (zweizellig) mit schrägen Wänden, Übergang zur Phragmobasidie mit Querwänden, stichisch; P monomere stichisch-chiastische, zweizellige Phragmobasidie von *Stilbum*, Übergang zur Phragmobasidie mit Querwänden; Q monomere stichische Phragmobasidie von *Phleogena* mit Querwänden; R ebensolche Basidie von *Auricularia* mit langen, aus den einzelnen Basidizellen entspringenden Keimschlüchen 2. Ordnung, die über die Fruchtkörpergallerie emporragen und an kurzen Sterigmen die Sporen abschüren; S dimere Phragmobasidie (stichisch), bei der einer Hypobasidie eine Epibasidie mit Querwänden entspringt (*Jola*); T ebensolche Basidie, deren Hypobasidie sklerotisiert ist (*Cystobasidium*), also eine dimere Sklero-Phragmobasidie darstellt (stichisch); U dimere Phragmo-Sklero-basidie von *Septobasidium*, wie die von *Cystobasidium*, aber Epibasidie nicht gestielt; V dimere Sklero-Phragmobasidie (stichisch) der *Uredinales* und der *Ustidiales*.

so spricht man von einer *Tremella*-Basidie, die bei den *Tremellaceae* verwirklicht ist. Ferner läßt sich die Basidie eingliedern, je nachdem sie aus einem Stück oder aus zwei Teilen besteht. Im ersten Falle spricht man von der Basidie schlechthin, im zweiten nennt man den unteren Teil die Hypobasidie (oder Prbasidie), den oberen die Epibasidie (vgl. Fig. 55). Ist die Hypobasidie sklerotisiert und als Dauerorgan ausgebildet, das überwintern kann, so nennt man die Basidie Sklerobasidie. Die Sklerobasidie kann entweder mit dem Mycel zusammenhängend bleiben, oder sich loslösen und durch Wind oder Insekten verbreitet werden. Sie keimt dann an einem geeigneten Ort mit einer Epibasidie aus. Nach der Lage der Kernteilungsspindeln in der Basidie unterscheidet man die Stichobasidie mit längsgestellten Spindeln von der Chiastobasidie mit quergestellten Spindeln. Die Stichobasidie ist schlank, fast fädig, die Chiastobasidie keulig. Werden die Sporen am Scheitel der Basidie abgeschnürt, ebenso die Sterigmen am Basidienscheitel ausgebildet, so nennt man die Basidie akrospor, werden die Sterigmen und Sporen an der Seitenwand der Basidie angelegt, so nennt man sie pleurospor. Eine aus einem Teil bestehende Basidie, bei der also Hypo- und Epibasidie zusammenfallen, nenne ich monomer, eine Basidie, die aus Hypo- und Epibasidie besteht, dimer. Diese Einteilung wird hier als Hauptgliederung verwendet.

**1. Die Holobasidie.** Die monomere Holobasidie kennzeichnet sich dadurch, daß bei ihr Hypo- und Epibasidie zusammenfallen und nicht zu unterscheiden sind, wenigstens nicht morphologisch. Zytologisch läßt sich die Gliederung erkennen. In der Hypobasidie findet die Verschmelzung der dikaryotischen Kerne statt. Dann wächst die Basidie heran unter Längsstreckung und Querausdehnung (letzteres nur bei der Chiastobasidie) und geht damit in die morphologisch nicht mehr erkennbare Epibasidie über, in der die Reduktionsteilung und Sporenbildung stattfindet. Die Holobasidie ist die weitestverbreitete Basidie (*Thelephoraceae*, *Cantharellaceae*, *Polyporaceae*, *Agaricaceae*, *Gastromycetes*). Bei manchen *Cantharellus*- und *Clavaria*-Arten ist sie langgestreckt und kaum verdickt, meist gleichmäßig, fast fadenförmig und die Kernteilungsspindeln sind in der Längsrichtung angeordnet (Fig. 55 A, B). Ferner zeichnet sich die Basidie der *Cantharellaceae* meist noch durch ihre Achtkernigkeit vor den übrigen aus und läßt ihre Herkunft aus dem Ascus noch erkennen, der ja ebenfalls acht Kerne entwickelt. Die Sporenzahl der achtkernigen Basidien ist jedoch meist geringer, sie beträgt vier oder sogar nur zwei. Die Zahl der Sterigmen und Sporen schwankt vielfach stark, so bei *Cantharellus cibarius* Fr. zwischen 5—7, bei *Craterellus lutescens* Pers. und *Cantharellus tubiformis* (Bull.) Fr. zwischen 2—5, bei *Craterellus cornucopioides* (L.) Pers. zwischen 2—4 (meist 2). Die Basidie läßt sich als ein Ascus mit exogener Sporenbildung und reduzierter Sporenzahl auffassen. Bei den meisten Basidien ist die Sporenzahl auf vier festgelegt.

Man hat früher angenommen, daß die Stichobasidie wegen ihrer Achtkernigkeit die ursprüngliche, aus dem Ascus hervorgegangene, sei und dementsprechend auch die Formen mit stichischen Basidien als *Stichobasidiales* zusammengefaßt und denen mit einer chiastischen Basidie als den *Chiastobasidiales* gegenübergestellt. Doch hat sich in den letzten Jahrzehnten immer mehr gezeigt, daß es Übergänge gibt zwischen den beiden Typen, weshalb die Zertrümmerung morphologisch gut zusammengehöriger Formen sich nicht mehr aufrecht erhalten läßt. So hat man die Gattung *Cantharellus* in eine stichische und eine chiastische Gruppe zerschlagen, obwohl ihre sonstige Organisation sie

---

meisten *Ustilaginales*, im Gegensatz zu den Sklerobasidien *T* und *U* fällt hier die Hypobasidie als Chlamydospore ab (= Teleutospore und Brandspore, in manchen Fällen auch Uredospore oder sogar Ascidiospore); *W* dimere Sklero-Phragmobasidie von *Tilletia Tritici*, Querwände in der Epibasidie rückgebildet, Sporen am Scheitel, also akrospor Basidie, die Epibasidie kann bei manchen Arten von *Tilletia* sich als Keimschlund verhalten, der zu einem Mycel heranwächst (die *Tilletia*-Basidie auch als sog. Metabasidie bezeichnet); *X* dimere Sklero-Phragmobasidie von *Melampsora* (stichisch), aus der Epibasidie wachsen Keimschlünde 2. Ordnung hervor, an denen erst die Sterigmen entstehen, Keimschlünde 2. Ordnung können verzweigt sein; *Y* dimere Phragmobasidie von *Cronartium* (stichisch). Hypobasidien in Ketten stehend und nicht sklerotisiert, auch nicht der Traghyphe abfallend. | = stichisch; — = chiastisch; *h* = Hypobasidie; *e* = Epibasidie; *sk* = sklerotische Hypobasidie; *s* = Sterigma; *K<sub>2</sub>* = Keimschlund 2. Ordnung; \* = Spindeln regellos angeordnet (*Tilletia*); + = Spindeln teils stichisch, teils chiastisch, entweder in der gleichen Kernteilung, oder in der ersten die eine, in der zweiten die andere Art. (Alles Original, schematisiert.)

als zusammengehörig erwies. In der Gattung *Boletus* kommen zahlreiche Übergänge vor (Levine 1913), die vielfach freilich gelegnet wurden, sich aber nicht übersehen lassen. Neben Arten mit stichischen kommen solche mit chiastischen Basidien in dieser Gattung vor, auch fehlt es nicht an Formen, bei denen stichische und chiastische Basidien zu beobachten sind. Auch ist vielfach die erste Spindel längs-, die zweite quergestellt. Die Basidie von *Tulostoma* ist nach ihrem Aussehen eine stichische, nach ihrem Kerngeschehen kann sie aber nicht als solche bezeichnet werden (Greis 1937). Sie stellt einen Übergang zur chiastischen Basidie dar. Die erste Teilungsspindel liegt quer oder schräg, die Spindeln der zweiten Teilung liegen längs oder schräg. Gerade diese Basidie hat als der Typus der stichischen gegolten.

Die Chiastobasidie unterscheidet sich von der stichischen durch ihre gedrungenere Form und durch die quergestellten Kernspindeln (Fig. 55 C, D). Während die stichische Basidie vielfach aus dem Hymenium weit herausragt, ragt die chiastische nicht über das Hymenium hervor. In dem angeschwollenen Scheitel liegt der Zygotenkern und untergeht hier die Reduktionsteilung (bei der stichischen erfolgt die Reduktionsteilung weiter unterhalb des Scheitels, etwas über der Hälfte der Basidie). Es erfolgen entweder drei Teilungen und es entstehen acht Sporenkerne, oder meist nur zwei Teilungen, so daß vier Sporenkerne gebildet werden. Man hielt die chiastische Basidie früher für abgeleitet, da bei ihr keine achtkernigen Basidien vorkommen sollten, was nicht richtig ist. So besitzen viele niedere *Gastromyces* Basidien, in denen noch acht Sporenkerne gebildet werden (*Sclerodermatinae*, z. B. *Scleroderma*, *Nidulariopsis*; bei letzterer grundsätzlich 8 Sporen, sogar bis 11 Sporen, wobei drei aber keinen Kern erhalten und degenerieren). Daß achtkernige Chiastobasidien gerade bei den *Gastromyces* vorkommen, ist nicht verwunderlich, wenn man die Basidie als weiterentwickelten Ascus betrachtet; also müssen bei den niederen *Basidiomycetes* noch achtkernige Basidien vorkommen, wie dies bei *Cantharellaceae* der Fall ist (ebenso bei den *Clavariaceae*). Da sich die *Gastromyces* aus den *Corticaceae* herleiten lassen, so können begreiflicherweise noch achtkernige bzw. achtsporige Basidien vorkommen. Die Entwicklung des Ascus zur Basidie ist nicht über die stichische allein erfolgt, sondern ebenso über die chiastische, so daß die Stichie und Chiastie ihren phylogenetischen Wert verlieren.

Die Mehrzahl der Holobasidien ist akrospor (Fig. 55 A—H), bildet also die Sterigmen und Sporen am Scheitel. Einige Formen besitzen jedoch pleurospore Basidien, so *Tulostoma*, bei dem die Sterigmen an der Seitenwand der Basidien hervorkommen, und die *Scleroderma*-Arten, bei denen die Sporen ohne Sterigma an der Seitenwand der Basidie sitzen, oft in verschiedener Höhe, wie auch bei *Tulostoma* (Fig. 55 J, K).

**2. Die Phragmobasidie.** Die Phragmobasidie zerfällt in mehrere Untertypen, in die *Auricularia*-, *Tremella*-, *Uredineen*- und *Ustilagineen*-Basidie. Sie ist stets dadurch gekennzeichnet, daß sie durch Quer- oder Längswände in meist vier Zellen aufgeteilt ist. Jede der vier Zellen bildet ein Sterigma und eine Spore oder nur eine sitzende Spore ohne Sterigma aus. Die Sporen sind entsprechend der Lage der Wände akro- oder pleurospor. Die Phragmobasidie ist entweder monomer oder dimer, je nachdem die Hypobasidie fehlt oder vorhanden ist. Die Hypobasidie kann sklerotisiert sein, wie bei den *Uredinales*, *Ustilaginales* (in der Mehrzahl), *Cystobasiidaeae*, oder nicht (*Auricularia*, einige *Uredinales*, z. B. *Cronartium*).

Die *Auricularia*-Basidie besitzt Querwände und wird durch sie in vier hintereinanderliegende Zellen geteilt. Die Anlage ist die gleiche wie bei der Holobasidie. Das Kernpaar verschmilzt zum Zygotenkern, die Basidie streckt sich in die Länge und es erfolgt Reduktionsteilung und Bildung der vier Sporenkerne. Nunmehr werden jedoch im Unterschied zur Holobasidie die Kerne durch drei Querwände auf vier Zellen verteilt, aus jeder Zelle wächst ein langer Schlauch hervor (ein Keimschlauch), an dessen Spitze das Sterigma erscheint, an dem die Spore gebildet wird (Fig. 55 R). Je nach der Fruchtkörperbeschaffenheit werden Keimschläuche an den Basidien ausgebildet oder nicht (Fig. 55 Q, R). Sie fehlen z. B. bei *Helicobasidium*, wo die Basidien an der Oberfläche des fruchtenden Mycelpolsters liegen; sie sind vorhanden bei *Auricularia*, wo die Basidien in eine Gallerte eingebettet sind. Damit die Sporen überhaupt zur Oberfläche des Fruchtkörpers gelangen können, ist bei der *Auricularia*-Basidie die Ausbil-

dung langer Keimschläuche nötig, an deren Ende die Sterigmen mit den Sporen sitzen [z. B. *Hirneola Auricula Judae* (L.) Berk., *Eccronartium muscicola* Fr. Fitzp.]. Die *Auricularia*-Basidie ist monomer, Hypo- und Epibasidie sind in einem vereinigt.

Die Basidie der *Uredinales* und *Ustilaginales* schließt sich an die *Auricularia*-Basidie an, nur bestehen die beiden aus einer Hypo- und Epibasidie, sind also dimere Phragmobasidien. Ferner unterscheiden sie sich von der *Auricularia*-Basidie dadurch, daß die Hypobasidie sklerotisiert ist (Fig. 55 V—X). Bei einigen *Uredinales* sind die Hypobasidien nicht sklerotisiert, so z. B. bei *Cronartium* (Fig. 55 Y). Die Hypobasidien der *Uredinales* (außer bei *Cronartium* und *Melampsora*) fallen am Ende der Vegetationszeit von den Traghypfen ab und dienen als Chlamydosporen zur Überwinterung. Die *Uredinales* und *Ustilaginales* haben demnach in ihrer überwiegenden Mehrzahl dimere Sklerophragmobasidien. Bei den *Auriculariales* finden wir Übergänge von der monomeren Phragmo- zur dimeren Phragmo- und dimeren Sklerophragmobasidie (s. später, vgl. Fig. 55 R—U). Die Brand- und Teleutosporen, wie auch die Uredosporen sind sklerotisierte Hypobasidien. Dies geht daraus hervor, daß sie mit einer Epibasidie auskeimen, die Uredosporen allerdings nur in solchen Fällen, wo sie die Teleutosporen ersetzen, während sie normalerweise mit einem Keimschlauch auskeimen.

Die *Tremella*-Basidie unterscheidet sich von der *Auricularia*-, *Uredineen*- und *Ustilagineen*-Basidie dadurch, daß die Wände längsgestellt sind. Die Epi- und Hypobasidie fallen hier zusammen. Die (Epi)basidie treibt Keimschläuche, an denen die Sterigmen mit Sporen entstehen (Fig. 55 L, M). Die Keimschlauchnatur der aus der (Epi)basidie hervorgehenden Schläuche geht schon daraus hervor, daß sie sich verzweigen können (Fig. 55 M). Als Sterigmen darf man sowohl bei der *Auricularia*- wie *Tremella*-Basidie nur die dünnen Endäste der Keimschläuche betrachten. Bei *Sirobasidium* kommen Übergangsbasidien zwischen der *Auricularia*- und *Tremella*-Basidie vor, indem die Wände schräg gestellt sind (Fig. 55 O), ebenso bei *Stibium*.

Hinsichtlich der Lage der Kernteilungsspindele gehört die *Auricularia*-, *Uredineen*- und *Ustilagineen*-Basidie dem stichischen Typ an, die *Tremella*-Basidie dem chiastischen Typ.

Die *Tulasnella*-Basidie ist eine Holobasidie, die mit dicken Keimschläuchen auskeimt, an deren Ende kurze Sterigmen vorhanden sind, von denen die Sporen abgeschleudert werden. Ebenso ist die *Vuilleminia*-Basidie eine Holobasidie, allerdings eine dimere, ebenso die sklerotisierte Holobasidie von *Brachybasidium* (vgl. Fig. 55 F, G).

#### Phylogenetische Beziehungen zwischen dem Ascus und der Basidie und zwischen der Holo- und Phragmobasidie.

Hinsichtlich der phylogenetischen Beziehungen der Basidien untereinander und der Basidie und des Ascus haben sich verschiedene Meinungen herausgeprägt, die sich teilweise diametral gegenüberstehen. Am schroffsten stehen sich die Anschauungen von Brefeld und De Bary gegenüber. Ersterer nahm an, daß sich die Basidie aus einem Konidienträger entwickelt habe. Die Zahl der Konidien sei auf vier fixiert worden, womit aus dem Konidienträger eine Basidie geworden sei. Als Stütze für diese Auffassung führte Brefeld u. a. die Konidien von *Polyporus annosus* u. a. an. Hier sind die Konidienträger an ihrem Ende vielfach verzweigt, so daß die Konidienträger mehrere Konidien erzeugen. Denkt man sich die Zahl der Konidien auf vier fixiert, was bei den Konidienträgern von *Polyporus annosus* beobachtet werden kann, so gelangt man zur Basidie. Die normalen Konidienträger dieser Art sind kopfig angeschwollen und tragen auf kurzen Sterigmen die Konidien. Daneben kommen Konidienträger vor, die nicht kopfig angeschwollen sind und eine kleinere Zahl von Konidien tragen, die auch vier betragen kann. Leider ist die Zytologie der Konidienbildung nicht bekannt, so daß weitere Schlüsse nicht gezogen werden können.

De Bary hält die Basidie für einen weiterentwickelten Ascus mit exogener Sporenbildung. Diese Anschauung hat sich heute durchgesetzt. Die Verlegung der Sporenbildung an die Oberfläche ist kein besonderer Unterschied, da die Sporen auch bei der Basidie innerhalb der Basidienvwand entstehen (s. Basidiosporenentstehung). Außerdem finden sich Basidien, die in ihrem Innern noch acht Kerne besitzen und im jungen Zustande

von einem achtkernigen Ascus nicht zu unterscheiden sind. Ferner ist die Haken-Schnallenbildung prinzipiell die gleiche. Wie schon angedeutet, läßt sich die stichische und chiasmatische Basidie aus dem Ascus ableiten, beide Male achtsporige Typen als ursprünglich vorausgesetzt, die tatsächlich auch vorhanden sind (*Cantharellus*, *Scleroderma*, *Nidulariopsis*). In der Verlegung der Sporenbildung an die Oberfläche sehen wir die gleiche Tendenz, wie wir sie schon bei der Verlegung der Sporangiosporen an die Oberfläche kennengelernten, wo aus Sporangiosporen Konidien wurden. Faßt man die Basidie als umgewandelten Ascus auf, so muß natürlich jene Basidie die ursprünglichste sein, die dem Ascus am ähnlichsten ist, und das ist die Holobasidie. Die Phragmobasidie muß daher eine aus der Holobasidie abgeleitete sein. Man hat auch schon den Versuch gemacht, umgekehrt die Holobasidie aus der Phragmobasidie abzuleiten. Dies stößt auf große Schwierigkeiten, da wir keine achtsporige oder auch nur achtkernige Phragmobasidie kennen. Die Achtsporigkeit bzw. -Kernigkeit müßte demnach sekundär wieder in Erscheinung getreten sein, zu welcher Annahme aber keine Gründe oder Stützen ins Feld geführt werden können. Die Phragmobasidie läßt sich viel leichter aus der Holobasidie ableiten, als Anpassung an die Fruchtkörperform der parasitischen Arten. In der Tat kommt die Phragmobasidie fast ausschließlich bei Parasiten oder Halbparasiten vor. Man kann sich vorstellen, daß mit der Auflösung der Fruchtkörper und Hymenien, wie wir sie bei den parasitischen Formen finden, eine Querteilung der regellos auf dem fruktifikativen Mycel liegenden Basidien stattgefunden hat. Wir fassen daher die Holobasidie als ursprünglich, die Phragmobasidie als abgeleitet, aus der Holobasidie entstanden, auf. Die Gründe für diese Auffassung wollen wir nun im einzelnen kennenlernen.

### 1. Ableitung der Holobasidie aus dem Holoascus.

Wie schon bei der Besprechung des Ascus ausgeführt wurde, läßt sich dieser als ein Keimsporangium der *Zygomycetes* auffassen (Fig. 51 A). Die primitivste Form des Ascus würde demnach nach unserer Auffassung der von *Protomyces* (Fig. 51 B) sein (ebenso der von *Pericystis*), also ein „Synascus“. Wie die Zygosporen der *Mucoraceae* besitzt er viele Kerne, aus denen viele Zygotenerne hervorgehen. Der Ascus wird daher vielsporig. Die Zygospore oder der Hypoascus von *Protomyces*, der sklerotisiert ist (was vielleicht mit dem Parasitismus des Pilzes zusammenhängt), keimt mit einem Keimsporangium, dem Epiaucus. Dieser ist wie das Keimsporangium der *Zygomycetes* noch vielkernig, die Sporen gehen aus mehreren Zygotenernen hervor. Der Ascus von *Pericystis* läßt sich entweder als absteigender Ascus — verglichen mit dem von *Protomyces* — auffassen, oder als weiterentwickelter, bei dem die Sklerotisierung weggefallen ist, weswegen er auch nicht mehr mit einem Keimsporangium auszukeimen braucht. Epiau- und Hypoascus sind in eins zusammengelagert. Durch Reduktion der Kernzahl oder durch Privilegierung bestimmter Kerne enthält der Ascus von *Dipodascus* und *Ascoidea* (Fig. 51 C, D) nur noch einen einzigen Zygotenkern, aus dem die noch zahlreichen Ascosporen hervorgehen. Durch Reduktion der Sporenzahl auf acht erhält man einen Ascus, wie wir ihn bei *Endomyces* (Fig. 51 E) finden, der aber in Hinsicht auf die morphologische Gestalt wieder primitiver ist als der von *Dipodascus* und *Ascoidea*, was sich, vielleicht mit der Reduktion des Mycels erklären läßt. Bei *Dipodascus* läßt der Ascus zytologisch die Trennung von Hypo- und Epiaucus noch erkennen. Er wächst nach der Karyogamie zu einem Schlauch heran, was auch bei einigen *Endomyces*-Arten sich anzudeuten beginnt. Vom *Dipodascus*- oder *Endomyces*-Ascus gelangt man zum typischen achtsporigen Ascus, der eine schlauchförmige Gestalt aufweist, wie der Ascus der meisten *Ascomycetes*. Der Ascus von *Taphrina* (Fig. 51 H—L) kann entweder als abgeleiteter *Protomyces*-Ascus gedeutet werden, oder unter Berücksichtigung der übrigen Organisationsmerkmale des Pilzes als ein abgeleiteter höherer Ascus (Abzweigung aus den *Pezizales*; s. Verwandtschaft). Der typische Ascus (Fig. 51 G) vereinigt Hypo- und Epiaucus in einem; in dem Ascus schlechthin laufen Karyogamie und Reduktionsteilung ab. Bei *Taphrina* kann man sich vorstellen, daß nachträglich eine Zweitteilung wieder eingetreten ist, vielleicht aus biologischen Gründen, da nämlich der Hypoascus bei manchen Arten (so *Taphrina deformans*) sich sklerotisiert und überwintert, bei anderen Arten aber die Zweitteilung nur angedeutet ist, so bei *Taphrina aurea*.

Der typische Ascus ist Zeugite und Gonotokont zugleich, in ihm findet Karyogamie und Reduktionsteilung statt, sowie die Sporenbildung (Fig. 51 G). Hierin unterscheidet sich der Ascus in nichts von der Holobasidie, in der ebenfalls die genannten Vorgänge sich abspielen, so daß die Basidie also ebenfalls Zeugite und Gonotokont zugleich ist (Fig. 55 A—D). Die Sporenbildung ist an die Oberfläche gerückt, doch entstehen die Sporen endogen wie beim Ascus, eingeschlossen von der Basidienmembran bis zu ihrer Reife. Die Ähnlichkeit des Ascus und der Basidie wird noch größer, wenn man berücksichtigt, daß es achtkernige und auch achtsporige Basidien gibt (*Cantharellus*, *Clavaria*, *Scleroderma*, *Nidulariopsis* u. a.). Dazu kommt noch, daß beide in den typischen Fällen stets am Ende der Dikaryophase entstehen. Weiterhin läßt sich ihr unmittelbarer Zusammenhang deutlich an der Haken- und Schnallenbildung erkennen. Die Phragmobasidiomyceten besitzen in keinem Falle achtkernige oder achtsporige Basidien, so daß zur Zeit für die Entwicklung des Holoascus zur Holobasidie alles spricht, nichts dagegen für die Herkunft der Phragmobasidie aus dem Holoascus.

## 2. Ableitung der Phragmobasidie aus der Holobasidie.

Am Anfang steht die achtkernige und achtsporige Basidie, die bei manchen, schon genannten Formen noch vorhanden ist. Wir vergegenwärtigen uns nochmals die verschiedenen Basidienbauprinzipien: die monomere Holobasidie ist eine einheitliche, nicht unterteilte und nicht in Hypo- und Epibasidie geschiedene Basidie. In ihr verlaufen Karyogamie, Reduktionsteilung und Sporenkernbildung und an ihrer Oberfläche auch die Sporenbildung. Die dimere Holobasidie besteht aus einer Hypo- und einer Epibasidie, die beide voneinander durch eine Wand getrennt werden können, oder nicht. Die Hypobasidie ist, wenn sie vorhanden ist, stets einzellig. Die Epibasidie der dimeren Basidie ist entweder nicht durch Quer- bzw. Längswände unterteilt, so bei allen höheren *Basidiomycetes*, oder durch Wände unterteilt. Basidien mit Längswänden gehören dem *Tremella*-Typ an, solche mit Querwänden dem *Auricularia*-Typ, zu dem auch die *Uredineen*- und *Ustilagineen*-Basidien gehören. Die Hypobasidie der dimeren Basidie kann sklerotisiert sein oder nicht. Sklerotisierte Hypobasidien finden wir unter den *Auriculariales* und bei den meisten *Uredinales* und bei allem *Ustilaginales*. Ferner können die Sterigmen und die Sporen, oder wenn Sterigmen fehlen, die Sporen allein, am Scheitel der Basidie abgeschnürt werden (akrospore Basidien) oder an der Seitenwand (pleurospore Basidien). Akrospor sind die meisten Basidien, pleurospor die mancher *Sclerodermataceae*. Mit den genannten Bauprinzipien lassen sich die Basidien in ein phylogenetisches System eingliedern. Der Unterscheidung in Sticho- und Chiastobasidien wird kein Wert beigelegt, aus Gründen, die schon angeführt wurden. Sie finden sich beider nebeneinander bei der monomeren Holobasidie. Die *Auricularia*-Basidie ist überwiegend, wenn nicht ausschließlich, stichisch, die *Tremella*-Basidie teils stichisch, größtentheils chiastisch.

Ein kurzer Überblick soll die einzelnen Basidien in ihrem Vorkommen aufzeigen. Monomere Holobasidien besitzen die meisten *Basidiomycetes*, soweit sie zu der Gruppe der *Hymenomycetes* und *Gastromycetes* gehören. Teils sind sie akrospor (die meisten Basidien, Fig. 55 A—F), teils pleurospor (*Scleroderma*, *Tulostoma*, Fig. 55 J, K). Dimere Holobasidien finden sich bei *Brachybasidium Pinangae* (Rac.) Gäu. (Fig. 55 H), wobei die Hypobasidie nicht sklerotisiert ist, hin und wieder aber eine leichte Wandverdickung aufweist (der Pilz ist ein Halbparasit), und bei *Vuilleminia* (Fig. 55 G). Monomere Phragmobasidien besitzen die Arten von *Auricularia* (55 R), *Phleogena* (55 Q), *Stilbum* (55 P), *Tremella* (55 L, M) usw.; dimere Phragmobasidien manche *Auriculariales* (*Jola*, Fig. 55 S, bei der die Hypobasidie nicht sklerotisiert ist); *Cystobasidium* (Fig. 55 T) mit sklerotisierter Hypobasidie usw. Die dimere Phragmobasidie der *Auriculariales* p. p. kann also als Sklerobasidie ausgebildet sein, aber immer nur ist die Hypobasidie sklerotisiert (Fig. 55 T, U). Bei den meisten *Uredinales* (Fig. 55 V) ist sie stets sklerotisiert (außer bei einigen Formen: *Cronartium*); ebenso ist sie stets als Sklerobasidie bei den *Ustilaginales* vorhanden (Fig. 55 V, W). Bei den *Uredinales* und *Ustilaginales* löst sie sich fast stets von der Traghyphe als Chlamydospore ab (außer bei *Melampsora*- und *Cronartium*-, sowie *Coleosporium*-Arten). Bei manchen *Tilletia*-Arten, so bei *Tilletia Tritici*,

kann die Septierung der Epibasidie ausbleiben, so daß sie als dimere Holobasidie erscheint, ja sie kann sogar als Keimschlauch ausgebildet werden [sog. Metabasidien (vgl. Fig. 55 W)]. Die *Dacryomyces*-Basidie (Fig. 55 E) ist eine monomere Holobasidie, die sich von den sonstigen nur durch ihre langen Keimschläuche unterscheidet; ebenso ist die von *Tulasnella* (Fig. 55 F) eine monomere Holobasidie mit langen Keimschläuchen zwischen Basidie und Sterigmen.

Der Urtyp der Holobasidie ist die monomere akrogene Basidie (Fig. 55 A—D), die teils stichisch, teils chiastisch ist. Von ihr zweigen drei große Linien ab: akrogene Holobasidien, die sich vom monomeren zum dimeren Typ entwickeln; pleurogene Holobasidien; akro- und pleurogene Phragmobasidien, die bei den meist parasitischen Formen zur Sklerotisierung neigen, dann auch stets dimer sind.

**1. Linie.** Von der monomeren Holobasidie der *Hymenomycetes* (Fig. 55 A—D) ist nur ein kleiner Schritt zur monomeren Holobasidie der *Dacryomyces* (Fig. 55 E). Wie bei der ersten ist die Basidie Hypo- und Epibasidie zugleich, d. h. Zeugite und Gonotokont. Als neue Bildung sind die langen Keimschläuche vorhanden, die aus der Basidie (zytologisch betrachtet der Epibasidie) entspringen, und an deren Ende je ein Sterigma aufsitzt. Wir fassen die Epibasidie als einen Keimschlauch 1. Ordnung auf; und, wo die Epibasidie fehlt, fehlt natürlich auch der Keimschlauch 1. Ordnung ( $K_1$ ). Bei der *Dacryomyces*-Basidie entspringt aus der Basidie (die höchstens im oberen Teil zytologisch als Epibasidie unterschieden werden kann) ein Keimschlauch höherer Ordnung, ein Keimschlauch 2. Ordnung ( $K_2$ ), da ja die Epibasidie mit der Hypobasidie zusammenfällt. Aus dem Keimschlauch 2. Ordnung entspringt ein Keimschlauch 3. Ordnung ( $K_3$ ), das Sterigma (= s). Daß der Keimschlauch 2. Ordnung wirklich ein Keimschlauch und kein Sterigma ist, geht aus der Tatsache hervor, daß bei *Tremella* sich der Keimschlauch 2. Ordnung verzweigen kann (vgl. Fig. 55 M), was echte Sterigmen nicht können (Sterigma =  $K_3$  oder s). Bei den typischen Basidien der *Hymenomycetes* ist der Keimschlauch 1. Ordnung nicht zu sehen, da Hypo- und Epibasidie zusammenfallen; der Keimschlauch 2. Ordnung ist in manchen Fällen deutlich erkennbar als längeres schlauchartiges Gebilde, das eine größere Dicke besitzt als das Sterigma, z. B. bei den *Cantharellaceae* (vgl. die Indices an den Fig. 55; einander entsprechende Gebilde sind mit dem gleichen Index versehen). Das Sterigma ist stets gekennzeichnet durch seine enge Röhengestalt und durch den Besitz des Isthmus, der immer vorhanden, wenn auch oft schwer nachweisbar ist. Das Sterigma ist außerdem biologisch spezialisiert als Schleudermechanismus. (Auf diese Verhältnisse hat Lohwag hingewiesen, doch weicht seine Auffassung in wesentlichen Punkten von der hier vorgetragenen ab.) Die *Dacryomyces*-Basidie ist nach der hier wiedergegebenen Auffassung keine dimere Basidie, da die Keimschläuche 2. Ordnung keine Epibasidien sind, sondern sie fügt sich in den Rahmen der monomeren Holobasidie vollkommen ein. Die *Dacryomyces*-Basidie gehört dem stichischen Typ an.

Zur *Tulasnella*-Basidie ist von der *Dacryomyces*-Basidie ebenfalls nur ein kleiner Schritt (Fig. 55 F). Sie ist eine monomere Holobasidie, die aber chiastisch ist. Auch bei ihr fallen Hypo- und Epibasidie zusammen, auch sie ist demnach Zeugite und Gonotokont zugleich. Die an ihrem Scheitel gebildeten Aussprössungen werden teils als Sporen, teils als Epibasidien aufgefaßt. Erstere Auffassung vertritt z. B. Gäumann, und er zieht Parallelen zur *Tilletia*-Basidie. Da die „Sporen“ dann sprossen könnten, so wäre die Parallele zur *Tilletia*-Basidie möglich. Die Sproßzellen würden aber dann Sterigmen aufsitzen, was für Sproßzellen ausgeschlossen ist. Mit Recht hält daher Lohwag die „Sporen“ für Keimschläuche, und erst die Sproßzellen sind die Basidiosporen. Nach unserer Auffassung entspringen daher der Basidie (Hypo- und Epibasidie in einem) Keimschläuche 2. Ordnung ( $K_2$ ), an denen Keimschläuche 3. Ordnung, die Sterigmen ( $K_3$  oder s) entspringen. Die Einschnürung am Grunde der Keimschläuche 2. Ordnung sind keine Sterigmen, sondern sie sind vorgetäuscht durch den stark anschwellenden Mittelteil des Keimschlauchs ( $K_2$ ). Der scheinbare Unterschied zur *Dacryomyces*-Basidie ist dadurch bedingt, daß die *Tulasnella*-Basidie infolge der chiastischen Natur kugelig angeschwollen erscheint. Wie aus den Symbolen in der Fig. 55 E und F hervorgeht, sind sie jedoch identisch, nur ist die eine stichisch, die andere chiastisch.

Tritt bei einer Basidie, wie etwa der *Tulasnella*-Basidie, eine Trennung der Hypo- und Epibasidie ein, so muß sich eine Basidie ergeben, wie sie uns bei *Vuilleminia comedens* (Nees) Maire begegnet (Fig. 55 G). Eine solche Trennung werden wir wieder bei der *Auricularia*-Basidie finden. Bei *Vuilleminia* ist die Basidie in einen bauchigen Teil, die Hypobasidie, und einen apikalen Teil, die Epibasidie, getrennt; in erster findet die Karyogamie statt und sie ist daher Zeugite, in letzter die Sporenbildung, sie ist daher Gonotokont. Die Reduktionsteilung findet in der Epibasidie statt. Die Spindellage ist chiasatisch wie bei der *Tulasnella*-Basidie. Die Hypobasidie ist nicht sklerotisiert. Aus der Epibasidie, also dem Keimschlauch 1. Ordnung ( $K_1 = e$ ), entspringt ein Keimschlauch 2. Ordnung ( $K_2$ ), der sich rasch zum Keimschlauch dritter Ordnung ( $K_3 = s$ ) verjüngt, dem Sterigma, dem die Spore aufsitzt.

Wird die Hypobasidie sklerotisiert, so entsteht eine Basidie, wie sie uns bei *Brachybasidium* entgegentritt (Fig. 55 H), bei der die Gliederung völlig der *Vuilleminia*-Basidie entspricht. Die *Brachybasidium*-Basidie ist chiasatisch, ihre Sporenzahl auf zwei reduziert. Möglicherweise könnte von einer Basidie, ähnlich der von *Brachybasidium*, die *Tilletia*-Basidie sich herleiten, die ebenfalls eine dimere Holo-Sklerobasidie darstellt. Die Sporenzahl der *Tilletia*-Basidie ist aber größer, was man als sekundäre Erscheinung deuten könnte, zumal die in der Hypobasidie (Chlamydospore) gebildeten Kerne in ihrer Zahl stark schwanken können (bis zu 16 Kernen). Es scheint aber eher möglich, die Epibasidie der *Tilletia*-Basidie nicht als Epibasidie zu deuten, sondern als Keimschlauch 2. Ordnung ( $K_2$ ). Diese Auffassung hat insofern viel für sich, als die Reduktionsteilung nicht in der „Epibasidie“, sondern in der Chlamydospore stattfindet, ebenso die Karyogamie. Die Hypobasidie ist daher Zeugite und Gonotokont, was sonst die Hypobasidien nicht sind. Hypo- und Epibasidie würden also zusammenfallen. Da in dem Keimschlauch 2. Ordnung (nach unserer Auffassung) weder Karyogamie noch Reduktionsteilung vor sich gehen, so wäre die Stammform der *Tilletia*-Basidie bei einer Basidie zu suchen, die der *Tulasnella*-Basidie nahesteht, wie Gäumann schon betont, nach dessen Auffassung sich Beziehungen zwischen beiden Basidien ergeben, allerdings von einer völlig anderen Auffassung ausgehend, die hier nicht geteilt werden kann. Das Promycel der *Tilletia*-Basidie, das aus der Chlamydospore hervorgeht (unser Keimschlauch 2. Ordnung), wäre demnach überhaupt keine Basidie, da die Kennzeichen einer Basidie (Karyogamie und Reduktionsteilung) nicht gegeben sind. Es würde vielmehr ein Keimschlauch der Basidie (Chlamydospore) sein, bei der die Hypo- und Epibasidie nicht getrennt sind (vgl. auch später).

Abschließend läßt sich sagen, daß die Basidien der 1. Linie sich von der monomeren zur dimeren Holobasidie hin entwickeln, die alle stets akrogen sind. Die Entwicklung zur Sklerobasidie werden wir wieder in ähnlicher Weise in der 3. Linie finden. Wichtig ist die Trennung in Hypo- und Epibasidie und außerdem die Sklerotisierung der Hypobasidie, die wohl in erster Linie mit dem Übergang zum Parasitismus zusammenhängt. Bei den *Dacryomycetales* finden wir keine Parasiten, wohl aber bei den *Tulasnellales*. Die Gattung *Vuilleminia* ist halbparasitisch. Bei den *Vuilleminia*-Basidien ist die Trennung in Hypo- und Epibasidie vollzogen und bei dem Vollparasiten *Brachybasidium* wird auch noch die Hypobasidie sklerotisiert (vgl. auch die *Jola*-Basidie unter den *Auriculariales*). Denkt man sich die *Tilletia*-Basidie aus einer Basidie vom Typ *Tulasnella* entstanden, so würde mit dem Parasitismus ebenfalls eine Sklerotisierung der Hypobasidie parallel gegangen sein, doch wäre die *Tilletia*-Basidie schon wieder als reduziert aufzufassen, indem sich Hypo- und Epibasidie vereinigt hätten und die Brandspore (Chlamydospore) mit einem Keimschlauch keimt, der noch Überreste der ehemaligen Epibasidie bzw. des Keimschlauches erkennen läßt (*Tuburcinia*-Arten, syn. *Urocystis*). Manche *Tilletia*-Arten keimen nur noch mit einem Mycel.

**2. Linie.** Die zweite Linie setzt sich aus Holobasidien zusammen, die sich von denen der vorigen durch ihre pleurogene Sporenanheftung unterscheiden. Diese Basidie ist eine monomere, pleurogene Holobasidie und ist bei den *Sclerodermatineae* verwirklicht. Die typische Form finden wir bei *Tulostoma* (Fig. 55 K). Die Sporen entstehen unregelmäßig über die Seitenwand hin. Diese Basidie galt lange als phylogenetisch besonders wichtig, sofern sie eine Stichobasidie sein sollte, was aber nicht zutrifft (Greis 1937).

Die erste Teilungsspindel liegt nämlich fast durchwegs quergestellt, die Spindeln der zweiten Teilung meist längs. Die pleurogene Sporenanheftung ist als eine Anpassung an die Fruchtkörperform und die Gestalt des Hymenophors (der Gleba) aufzufassen. Die akrogene Anordnung hat bei einer regellosen Basidienanordnung innerhalb eines Fruchtkörpers den biologischen Wert verloren und so tritt unregelmäßige Sporen-anheftung ein. Akrogene Basidien sind aber notwendig bei Formen mit einem gut entwickelten Hymenium, dessen Basidien in Palisaden stehen. So sehen wir pleurogene Holobasidien gerade bei den Formen der *Gastromycetes*, bei denen die Sporen unregelmäßig im Fruchtkörper eingebettet sind, den sogenannten „*Plectobasidiales*“, die mit den *Sclerodermatineae* sich decken. Die anderen *Gastromycetes*, die fast durchwegs ein ± ausgebildetes Hymenium besitzen, weisen akrogene Basidien auf. Man hat auch schon versucht, die Basidie von *Tulostoma* aus der *Auriculariaceen*-Basidie abzuleiten, indem die Querwände in Fortfall gekommen wären. *Tulostoma* wurde dementsprechend auch schon zu den *Auriculariales* gestellt, besonders wegen der angeblichen Stichie der Basidie. Da nach unserer Auffassung die Holobasidie die ursprüngliche ist, so ist eine solche Ableitung unvorstellbar. Es scheint daher besser, die *Tulostoma*-Basidie als eine gewöhnliche Holobasidie aufzufassen, die sich vom Typ nur durch die seitliche Sporen-anheftung unterscheidet. Infolge der regellosen Anordnung der Basidien im Fruchtkörper ist eine akrogene Sporenanheftung nicht nötig, da die Sporen ja durch Zerfall des Fruchtkörperscheitels frei werden; sie entstehen daher an beliebigen Stellen an der Seitenwand der Basidie, wobei keine bestimmte Gesetzmäßigkeit in der Anheftung erkennbar ist. Die pleurogene Sporenanheftung wird uns bei der Phragmobasidie wieder begegnen, und es wird sich zeigen lassen, daß sie nur eine Anpassung an die Hymenium-form ist. Akrogene Basidien werden wir bei Formen mit gut ausgebildetem Hymenium erwarten müssen, pleurogene bei hymenienlosen Formen. Bei geschlossenen Hymenien müssen die Sporen über das Hymenium emporgehoben werden, was sich bei hymenien-losen Formen erübrigt. Während bei *Tulostoma* die Sporen an Sterigmen stehen, fehlen Sterigmen bei der Gattung *Scleroderma*, wo die Sporen unmittelbar der Basidie ansitzen, und zwar ebenfalls unregelmäßig über die Basidienoberfläche verteilt (Fig. 55 J). Man kann sich vorstellen, daß bei den hymenienlosen Formen der *Gastromycetes* die Sterigmen überflüssig geworden sind. Sterigmen dienen ja letzten Endes der Sporenausbreitung (s. diese); bei den *Gastromycetes* erübrigt sich aber eine Sporenausbreitung, so daß auch die Sterigmen rückgebildet werden. Die Basidienmannigfaltigkeit der 2. Linie ist mit den genannten beiden Formen erschöpft. Die Basidien sind stets chiastische, monomere Holobasidien, also mit vereinigten Hypo- und Epibasidien.

**3. Linie.** Die Basidien dieser Linie sind Phragmobasidien. Bei einer I. Gruppe sind die Wände längsgestellt. Es treten aber Tendenzen zu Tage, die Längswände in Querwände umzuwandeln, und die Gruppe II hat nur noch Querwände. Die Gruppe I umfaßt die sogenannte *Tremella*-Basidie, die Gruppe II die *Auricularia*-Basidie. Für die beiden Gruppen ist kennzeichnend, daß die Basidien monomer sind, daß also Hypo- und Epibasidie vereinigt sind (bei Gruppe II jedoch nur zum Teil).

Die Basidien der Gruppe I, die die Basidien mit Längswänden zusammenfaßt, sowie die Übergangsbasidien mit Schrägwänden (also in der Hauptache *Tremella* und *Sirobasidium*, sowie *Stilbum*), werden hier als primitive Phragmobasidien angesehen, da wir, wie im Teil IV gezeigt wird, die *Phragnobasidiomycetes* aus den mit Hymenium versehenen *Thelephoraceae-Corticaceae* herleiten. Dementsprechend muß die aus der Holobasidie hervorgegangene Phragmobasidie akrogen sein. Würde man aber von hymenienlosen Formen die *Phragmobasidiomycetes* ableiten, so könnte genau so gut eine pleurogene Basidie primitiv sein (s. am Schluße der Basidie). Die typische *Tremella*-Basidie ist durch zwei Längswände in vier Zellen geteilt (Fig. 55 L). Am oberen Teil der Basidie entspringt jeder Zelle ein langer Keimschlauch, der durch die gallertige Fruchtkörperschicht empordringt und die Sterigmen mit den Sporen an die Fruchtkörperoberfläche hebt. Die Zahl der Längswände und die Zahl der Keimschlüche 2. Ordnung ( $K_2$ ) hängen direkt zusammen. Manche Basidien sind nur zweizellig. Die Keimschlüche  $K_2$  können sich verzweigen wie bei *Tremella mesenterica* (Retz.) Fr. (Fig. 55 M), woraus ihre Keimschlauchnatur hervorgeht. Die Längswände kann man sich so ent-

standen denken, daß die Keimschläuche  $K_2$  sehr tief an der Basidie angesetzt wurden was allmählich zu typischen Längswänden führte. Bei vielen *Tremella*-Basidien kann man die segmentartigen Ansätze der Keimschläuche noch gut erkennen. Der Grund für die Segmentierung ist unbekannt; daß die Längswandbildung aber auf einer ursprünglichen Segmentierung beruht, dürfte sicher sein. *Tremella* besitzt lockere Hymenien, die Basidien stehen in Palisaden, tief in die Fruchtkörpergallerte eingebettet. Löst sich das Hymenium auf oder verschwindet die Fruchtkörpergallerte, so daß die Basidien in lockeren Hymenien frei an der Fruchtkörperoberfläche stehen, so kann sich die *Tremella*-Basidie umwandeln, wie wir es auch sehen, so in der Gattung *Sirobasidium*. *Sirobasidium albidum* Lagh. et Pat. (Fig. 55 N) hat noch längsgeteilte Basidien, die unter Umständen in Ketten stehen, was ja bei der oberflächlichen Lage der Basidien gut möglich ist. Die Sporen werden an der oberen Hälfte der Basidiensegmente ausgebildet, und zwar ohne Sterigmen. *Sirobasidium Brefieldianum* A. Möll. (Fig. 55 O) besitzt dagegen Basidien mit schräg gestellten Wänden, und die Basidie ist zweizellig. Die Sporen werden ebenfalls am oberen Ende jedes Segmentes abgegliedert. Schräge Wände besitzen auch die Basidien von *Stilbum* (Fig. 55 P). Auch diese Basidie ist nur zweizellig. Auffallend ist hier, daß die Basidie sich am oberen Ende etwas krümmt, so daß die untere Zelle fast so hoch emporgehoben wird wie die Endzelle, was mit der leichten Hymenienbildung zusammenhängen mag. In der Gattung *Tremella* finden wir ebenfalls einen Übergang von der Basidie mit Längs- zur Basidie mit Querwänden. So besitzt *Tremella lutescens* Pers. unregelmäßig angeordnete Wände, *Tr. compacta* A. Möll. dagegen Querwände, wie die Basidien des *Auricularia*-Typs. (Selbst wenn manche bisher als *Tremellaceae* gedeutete Arten keine solchen wären, würde sich der Übergang von der längs- zur quergeteilten Basidie verfolgen lassen.) Die *Tremella*-Basidie ist eine chiastische monomere Phragmobasidie mit akrogener Sporenabschnürung, bei der Hypo- und Epibasidie zusammenfallen. Die verschiedenen Formen bei *Tremella* und *Sirobasidium* mit schrägen oder querlaufenden Wänden sind als Übergangsformen zu der Gruppe II zu betrachten.

Die Gruppe II umfaßt die sogenannte *Auricularia*-Basidie, die je nach der Gestalt des Fruchtkörpers und damit des Hymeniums verschiedene Modifizierungen erkennen läßt. Wie schon die Übergangsbasidien von *Sirobasidium* zeigen, dürfte die typische *Auricularia*-Basidie jene sein, die keine oder nur schwache Sterigmen aufweist, also die *Phleogena*-Basidie (Fig. 55 Q). Die Basidie vereinigt Hypo- und Epibasidie in einem und ist vierzellig. Sie ist eine stichische Basidie und kommt außer bei *Phleogena* auch bei *Hoehnelomyces* vor. Die Basidie von *Stilbum*, die als Übergangsbasidie von Gruppe I nach II zu deuten ist, ist zweizellig. Während die zweite Kernteilungsspindel der unteren Zelle meist schräg orientiert ist, liegt die der oberen Zelle quer. Es ist daher ein Übergang von der Stichie zur Chiastie oder umgekehrt zu beobachten. Während diejenigen Basidien des *Auricularia*-Types, die nicht zu einem Hymenium zusammengeschlossen sind, nur kurze oder überhaupt keine Sterigmen besitzen, weisen die Basidien des Typus, die in Hymenien erzeugt werden, Sterigmen auf und außerdem noch mehr oder minder lange Keimschläuche 2. Ordnung, die einer jeden der vier hintereinanderliegenden Zellen entspringen, so bei *Hirneola Auricula-Judae* (L.) Berk. Hier sind die Basidien in eine dicke Gallertschicht eingesenkt; und, damit die Sporen an die Oberfläche der Gallerte gelangen können, müssen die Basidienzellen mit einem langen Keimschlauch auskeimen. Das ganze macht den Eindruck einer Notlösung; denn für hymeniale Basidienanordnung ist die quergeteilte *Auricularia*-Basidie denkbar ungünstig. Die Keimschläuche  $K_2$  entspringen der oberen Hälfte einer jeden Zelle (Fig. 55 R). Ihnen sitzen dünne Sterigmen auf, an denen je eine Spore abgegliedert wird. Die Basidie von *Auricularia* und *Hirneola* macht den Eindruck einer Weiterentwicklung der quergeteilten Phragmobasidie; sie ist aber nicht als der Urtyp zu betrachten, der vielmehr bei *Phleogena* und *Helicobasidium* verwirklicht ist. Hier stehen die Basidien nicht zu einem Hymenium vereinigt, sondern liegen unregelmäßig auf dem fruktifikativen Mycel. Sie besitzen daher auch keine Sterigmen (*Phleogena*) oder nur kurze (*Helicobasidium*), in keinem Falle aber Keimschläuche 2. Ordnung. Die Basidien mit Querwänden besitzen stichisch angeordnete Kernteilungsspindeln.

Haben wir in der Gruppe I und II der 3. Linie die Entwicklung von der Phragmobasidie mit Längswänden zu einer solchen mit Querwänden verfolgen können, so zeigt die

III. Gruppe die Entwicklung von der monomeren zur dimeren Phragmobasidie, die schließlich in der dimeren Sklero-Phragmobasidie endet. Je mehr die dimere und sklerotische Natur der Basidie zu Tage tritt, desto mehr tritt auch der Parasitismus der betreffenden Formen in Erscheinung. Die Gruppe gabelt sich in drei Zweige, von denen die Zweige *a* und *b* unmittelbar aus der „*Auricularia*“-Basidie entspringen, während der Zweig *c* aus dem Zweig *b* entspringt. Der Zweig *a* umfaßt die Basidien von *Coleosporium*, *Melampsora* und *Cronartium*, der Zweig *b* die Basidien von *Jola*, *Cystobasidium* und *Septobasidium*, der Zweig *c* die *Uredineen*- und *Ustilagineen*-Basidie.

Zweig *a*. Die *Coleosporiaceen*-Basidie unterscheidet sich noch kaum von der *Auricularia*-Basidie. Hypo- und Epibasidie sind noch nicht voneinander zu unterscheiden, nur zytologisch macht sich eine schärfere Scheidung bemerkbar. In der zur Basidie werdenden Zelle verschmilzt das Kernpaar zum Zygontenkern, während die Zelle stark anschwillt. Dann streckt sie sich in die Länge und schreitet zur Sporenbildung. Im fertigen Zustande unterscheidet sich die Basidie von der *Auricularia*-Basidie nur durch die gedrungenere Form. Die Sterigmen entspringen ebenfalls nicht unmittelbar aus der morphologisch nicht unterscheidbaren Epibasidie, sondern auf einem Keimschlauch 2. Ordnung, wie bei *Auricularia*. Sie unterscheidet sich aber von der *Auricularia*-Basidie dadurch, daß sie nicht nur stichisch, sondern zugleich auch chiastisch sein kann, indem nicht nur die eine Basidie sich stichisch, die andere sich chiastisch verhält, sondern bei der zweiten Teilung des Basidienkernes die eine Zelle stichische, die andere chiastische Spindeln zeigen kann. Würde *Coleosporium* nicht durch den Besitz von Aecidio- und Uredosporen sich als *Uredinee* erweisen, so müßte man sie als eine *Auriculariacee* ansehen, wenn man nur die Basidie betrachtet; und es dürfte keinem Zweifel unterliegen, daß sich die *Coleosporiaceae* aus den *Auriculariaceae* herleiten.

Die *Melampsoraceen*-Basidie unterscheidet sich von der *Coleosporium*-Basidie durch die Trennung der Basidie in Hypo- und Epibasidie (Fig. 55 X). Die Wand der Hypobasidie ist bei der Gattung *Uredinopsis* noch unverdickt, wie auch bei *Melampsorella*. In den Gattungen *Thecospora* und *Melampsora* ist die Hypobasidie zu einer Chlamydospore geworden und ihre Wand ist sklerotisiert. Die Hypobasidie der *Thecospora*-Arten ist durch eine oder mehrere Längswände unterteilt und aus jeder Zelle geht eine Epibasidie hervor. Es ist möglich, daß hierin eine Parallele zur *Puccinia*-Basidie besteht, bei der die Teleutospore (Hypobasidie) ebenfalls unterteilt ist. Im Gegensatz zu *Puccinia* fallen aber die Teleutosporen von *Thecospora* und *Melampsora* nicht ab, sondern keimen im Teleutosporenlager unmittelbar mit einer Epibasidie aus.

Die *Cronartiaceen*-Basidie besteht ebenfalls aus einer Hypo- und einer Epibasidie. Die Hypobasidie kann sklerotisiert sein oder nicht. Bei *Cronartium ribicola* Ed. Fischer stehen die Hypobasidien in Ketten und lösen sich auch bei der Reife nicht von der Traghyphe ab. Aus jeder der in Ketten stehenden Hypobasidien geht eine Epibasidie hervor (Fig. 55 Y). Jede Hypobasidie besitzt ursprünglich ein Kernpaar, das verschmilzt und in der Epibasidie unter Reduktionsteilung die vier Sporenerne liefert. Es wäre von Wichtigkeit zu wissen, ob die einzelnen Teilzellen von *Thecospora* sich ähnlich verhalten, oder ob der Kern einer jeden Teilzelle der Teleutospore bereits ein Abkömmling des Zygontenkernes ist, wobei es sich um einen haploiden oder einen diploiden Kern handeln könnte. Leider ist hierüber nichts bekannt.

Zweig *b*. Dieser Zweig entspringt ebenfalls unmittelbar der *Auricularia*-Basidie. Die *Jola*-Basidie dieses Zweiges unterscheidet sich von der *Auricularia*-Basidie nur durch die Trennung von Hypo- und Epibasidie. Die Hypobasidie ist noch nicht sklerotisiert und stellt möglicherweise einen Reservestoffbehälter dar (Fig. 55 S). Die Hypobasidie ist Zeugite, die Epibasidie Gonotokont. Bei der Basidie von *Jola Hookeriarum* A. Möll. sitzen die Sterigmen auf Keimschläuchen 2. Ordnung auf und heben die Sporen über das Hymenium empor; bei *J. javensis* Pat. ragen die Epibasidien selbst über das Hymenium empor, die Keimschläuche 2. Ordnung sind kaum angedeutet und gehen sofort in die Sterigmen über. Demnach besteht in der Keimschlauchausbildung eine gleiche Anpassung der Basidie an die Hymenium- bzw. Fruchtkörperform, wie wir dies schon bei der *Auricularia*-Basidie gesehen haben.

Während die Hypobasidie von *Jola* noch nicht sklerotisiert ist, tritt uns bei *Cystobasidium* und *Septobasidium* eine sklerotische Hypobasidie entgegen. Die Hypobasidie ist

damit zum Ruheorgan, zur Chlamydospore geworden, die der Teleutospore (= Hypobasidie) der *Uredineen* und der Brandspore der *Ustilagineen* homolog ist. Die beiden Basidien unterscheiden sich voneinander nur geringfügig. Die Epibasidie von *Cystobasidium* ist gestielt (Fig. 55 T), während die von *Septobasidium* nicht gestielt ist (Fig. 55 U). Ob der Stiel der Epibasidie von *Cystobasidium* aber ein selbständiges Gebilde ist, muß fraglich erscheinen. Die Epibasidie ist infolge des Stieles fünfzellig, was so zustande kommt, daß die wachsende Spitze der Epibasidie das gesamte Plasma mit sich nimmt und die rückwärtige leere Zone durch eine Wand vom plasmahaltigen Teil der Epibasidie abgegrenzt wird. Als grundsätzlicher Unterschied dürfte dies zwischen der *Cystobasidium*- und *Septobasidium*-Basidie nicht gewertet werden. Die beiden Basidien sind wahrscheinlich stichisch. Die Basidiosporen der beiden Basidien keimen entweder mit Sekundärsporen oder mit einem Mycel.

Bis heute noch nicht deutbar ist der seitliche Auswuchs der Hypobasidie von *Saccoblastia*, der bei der Keimung der Hypobasidie zur Epibasidie seinen Inhalt in die Hypobasidie ergießt. Da die Zytologie dieser Basidie noch aussteht, ist eine Deutung des sackartigen Anhanges nicht möglich. Im übrigen entspricht die Basidie ganz jener von *Jola*, die Hypobasidie ist nicht sklerotisiert.

Zweig c. Dieser Zweig schließt sich unmittelbar an den *Jola-Cysto-Septobasidium*-Zweig an. Während bei diesem aber die Hypobasidien noch nicht als Chlamydosporen abfallen, fallen die des *Uredineen-Ustilagineen*-Zweiges als Chlamydosporen ab. Die Hypobasidie ist stets als eine Sklerobasidie ausgeprägt. Die Formenmannigfaltigkeit der Hypobasidie ist hier sehr groß, besonders bei den *Uredinales*, während sie bei den *Ustilagineales* eintöniger ist. Die Hypobasidien überdauern den Winter als sogenannte Brand- und Teleutosporen und keimen bei günstigen Bedingungen mit einer Epibasidie aus, die fast ausnahmslos derjenigen vom *Auricularia*-Typ entspricht (Fig. 55 V). Beide Basidien gehören dem stichischen Typ an. Bei der *Tilletia*-Basidie tritt eine eigenartige Rückbildung der Epibasidie auf, die schließlich darin gipfelt, daß eine Epibasidie überhaupt nicht mehr ausgebildet wird, sondern die Hypobasidie, die sogenannte Brandspore, direkt mit einem Mycel auskeimt. Bei *Tilletia Tritici* (Bjerk.) Wint. (Fig. 55 W) unterbleibt die Querwandbildung in der Epibasidie und die Sporen werden am Scheitel abgeschnürt. Die Epibasidie ist demnach eine Holobasidie, oder besser wieder eine Holobasidie geworden, und man bezeichnet sie als rückgebildete Phragmobasidie auch als sogenannte Metabasidie. Auch kann bei der *Tilletia*-Basidie die Reduktionsteilung in der Hypobasidie erfolgen, so daß die „Epibasidie“ keine solche mehr ist, sondern ein gewöhnlicher Keimschlauch, der zwar noch am Scheitel Sporen abschnüren kann, der aber sonst alle Anzeichen, die bei einer Basidie zu erwarten sind, verloren hat. Es ist jedoch nicht angeängig, die *Tilletia*-Basidie als eine primitive Basidie aufzufassen, die sich etwa aus einem Konidienträger zu entwickeln beginnt, sondern die *Tilletia*-Basidie ist das Schlußglied eines Rückbildungsprozesses. Die sonst so starre Vierzahl der Basidiosporen der *Uredineen*- und *Ustilagineen*-Basidie wurde bei *Tilletia* durch eine schwankende Zahl ersetzt, und die Basidie von *Tilletia Tritici* bildet zwar meist etwa acht Sporen am Scheitel aus, aber die in der Hypobasidie aus dem Zygogenkern hervorgehende Kernzahl ist meist wesentlich größer (meist etwa 16) und kann bis etwa 32 ansteigen. Bei *Ustilago bromivora* Fischer-Waldh. keimt die Brandspore, die Hypobasidie, entweder zu einer einzigen Basidie aus, die auch als Promycel bezeichnet wird, ebenso wie bei den übrigen Brandpilzen; oder statt des einen vierzelligen Promycels entstehen zwei zweizellige, oder ein dreizelliges und ein einzelliges Promycel, Gebilde, die den Namen Epibasidie nicht mehr verdienen.

Es wurde im vorigen der Versuch unternommen, die verschiedenen Formen der Basidien in ein phylogenetisches System zu bringen. Es ist klar, daß ein solcher Versuch nicht vollkommen sein kann; teils klaffen in vieler Hinsicht noch große Lücken in unseren Kenntnissen, teils kann nicht gelehnt werden, daß man viele der sicheren Tatsachen auch anders deuten und schließlich eine Ableitung der Basidienformen in gerade umgekehrter Richtung vornehmen kann, also etwa die Holobasidie aus der Phragmobasidie ableiten. Es sei z. B. nur darauf hingewiesen, daß man sich vorstellen könnte, daß die *Uredinales* und *Ustilagineales*, ebenso die *Auriculariales* nicht abgeleitete Formen sind, sondern ursprüngliche, aus *Ascomycetes* hervorgegangene. So könnte man eine doppelte

Abzweigung vom Proto-Ascus, der eine Gliederung in Hypo- und Epiascus erkennen läßt, annehmen, von denen die eine zur dimeren Sklerobasidie führte, die andere zur monomeren Holobasidie über den Holoascus. Demnach müßten die *Basidiomycetes* vollkommen heterogene Gruppen enthalten. Auch darf nicht übersehen werden, daß die Entwicklung der Basidie aus dem Ascus sich mehrmals vollzogen haben kann. Ferner kann man darüber streiten, ob die Basidie und der Ascus nicht etwa beide auf ein Keimsporangium zurückgehen, die *Basidiomycetes* daher eine Parallelgruppe zu den *Ascomycetes* darstellen statt einer phylogenetisch jüngeren, aus den *Ascomycetes* hervorgegangenen Gruppe. Anderseits darf nicht übersehen werden, daß eine Ableitung, wie sie im vorigen gegeben wurde, auf sichererer Basis ruht, als die letztgenannten Möglichkeiten. Würde man z. B. die Phragmobasidie als ursprünglich betrachten, so wäre eine Deutung der achtsporigen Basidie nicht möglich. So hat Juel (1898, 1916) die Chiastobasidie aus der *Tremella*-Basidie abgeleitet, was man sich für die vierporige Chiastobasidie noch vorstellen könnte; die achtsporige Chiastobasidie würde aber unerklärbar bleiben müssen. Man müßte dann schon für die achtsporige Chiastobasidie der *Sclerotermatineae* einen anderen Ursprung annehmen als für die vierporige Chiastobasidie. Hierzu haben wir aber keinerlei Anhaltspunkte. Wir kommen nach der im Vorstehenden entwickelten Anschauung zu dem Schluß, daß die monomere Holobasidie sich aus dem Holoascus herleitet, der seinerseits ein Keimsporangium darstellt und auf das Keimsporangium der *Zygomycetes* zurückführt. Ist die Holobasidie die ursprüngliche Basidienform, wofür sich viele Tatsachen anführen lassen, so muß die Phragmobasidie als eine Spezialbasidie in Anpassung an hymenlose Fruchtkörper und die sklerotisierte Hypobasidie als Anpassung an den Parasitismus aufgefaßt werden, d. h. als abgeleitete, aus der Holobasidie hervorgegangene Basidie. Schreibt man der Basidie so weitgehende Bedeutung für die Phylogenie der *Basidiomycetes* zu, wie dies in den letzten Jahrzehnten geschehen ist, wo man die Basidie fast ausschließlich für phylogenetische und systematische Betrachtungen gelten ließ und sogar morphologisch gut zusammengehörige Formen auseinanderriß, so muß man die *Phragmobasidiomycetes* als phylogenetisch jüngere Formen bezeichnen, die *Uredinales* und *Ustilaginales* aus den *Auriculariales* ableiten, außer man faßt, wie schon gesagt, die Phragmobasidie als Parallelentwicklung zur Holobasidie auf und sucht die Wurzel der *Holo-* und *Phragmobasidiomycetes* bei einer gemeinsamen Vorstufe, wofür allerdings nicht genügend Tatsachen angeführt werden können.

## II. Die geschlechtliche Fortpflanzung.

### Zitierte Literatur.

- a. Zur Geschichte der Sexualität. De Bary, A., Über die Fruchtentwicklung der Ascomyceten, Leipzig (Engelmann) 1863; Morphologie d. Pilze, Flechten und Myxomyceten, Leipzig 1866; Vergl. Morphologie u. Biologie der Pilze, Mycetozoen u. Bakterien, Leipzig 1884. — Berlese, A. N., Über die Befruchtung u. Entwicklung der Oospore bei d. Peronosporaceen, in Jahrb. wiss. Bot. 31, 1898. — Brefeld, O., Untersuchungen aus d. Gesamtgebiete d. Mykologie, Leipzig u. Münster 1872—1912 (I. Zygomyceten, 1872; II. *Penicillium*, 1874; III. Basidiomyceten I, 1877; IV. *Bacillus*, *Chaetocladium*, *Pilobolus* usw. 1881; V. Die Brandpilze, 1883; VI. Myxomyceten I, Entomophthoreen II, 1884; VII. Basidiomyceten II, 1888; VIII. Basidiomyceten III, 1889; IX. Die *Hemiasci* u. Ascomyceten 1891; X. Ascomyceten II, 1891; XI. Die Brandpilze II, 1895; XII. *Hemiasci*, Brandpilze, 1895; XIII. Brefeld u. Falk, R., Brandpilze (Hemibasidii) IV, 1905; XIV. Die Kultur d. Pilze, 1908; XV. Die Brandpilze u. Brandkrankheiten, 1912). — Claussen, P., Zur Kenntnis d. Kernverhältnisse v. *Pyronema confluens*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 25, 1907. — Dangeard, La reproduction sexuelle des Ustilaginees, in Compt. rend. Ac. Sci. Paris 117, 1893; Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons, in Le Botaniste 3, 1893. — Ehrenberg, C. G., *Syzygites*, eine neue Schimmelgattung, nebst Beobachtungen über sichtbare Bewegungen in Schimmeln, mit Abbildungen, in Verh. d. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1, 1820. — Gämänn, E., Neue Erfahrungen über d. Entwickelungsgeschichte d. Ascomyceten (Sammelreferat), in Ztschr. f. Bot. 35, 1940. — Gwynne-Vaughan, H. C. I. and Williamson, H. S., Contributions to the study of *Pyronema confluens*, in Ann. of Bot. 45, 1931. — Harper, R. A., Über d. Verhalten d. Kerne bei d. Fruchtentwicklung d. Ascomyceten, in Jahrb. f. wiss. Bot. 29, 1896; Sexual Reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the Ascocarp, in Ann. of Bot. 14, 1900. — Janczewski, E. v., Morphologische Untersuchungen über *Ascobolus furfuraceus*, in Bot. Zeitg. 29, 1871. — Raymond, J. R., Contribution à la connaissance

cytologique des Ascomycètes, in *Le Botaniste* 26, 1934. — Sappin-Trouffy, P., La pseudo-fécondation chez les Urédinées, in *Le Botaniste* 3, 1893. — Tandy, G., The cytology of *Pyronema domesticum* (Sow.) Sacc., in *Ann. of Bot.* 41, 1927. — Trow, A. H., The Karyology of *Saprolegnia*, in *Bot. Gazette* 6, 1895. — Tulasne, L. R., Note sur les Champignons entophytes, tels que celui de la Pomme de terre, in *Compt. rend. Acad. Sci. Paris* 88, 1854. — Tulasne, L. R. et C., Note sur les phénomènes de copulation que présentent quelques Champignons, in *Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. V*, 6, 1866. — Wager, H., Observation on the Structure of the Nuclei in *Peronospora parasitica* during the formation of the oospore, in *Ann. of Bot.* 4, 1890.

b. Zu „Allgemeines über die Sexualvorgänge“. Bauch, R., Über multipolare Sexualität b. *Ustilago longissima*, in *Arch. f. Protistenkunde* 70, 1930. — Blakeslee, A. F., Sexual reproduction in the *Mucorineae*, in *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* 40, 1904. — Burgeff, H., Unters. über Sexualität u. Parasitismus b. *Mucorineen* I, in *Bot. Abh.* herausg. v. K. Goebel 4, 1924; Über Arten u. Artkreuzung in d. Gattung *Phycomyces* Kunze, in *Flora (Göbel-Festschr.) N. F.* 18, 1925. — Clausen, P., Entwicklungsgesch. Unters. über d. Erreger der als „Kalkbrut“ bezeichneten Krankheit d. Bienen in Arb. aus d. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw. 10, 1921. — Gäumann, E., Vergl. Morphologie d. Pilze, Jena 1926; Die Sexualität d. Pilze, in *Svensk Bot. Tidskr.* 22, 1928. — Greis, H., *Nidulariopsis melanocarpa* Greis nov. gen. nov. spec., in *Hedwigia* 75, 1935; Die Sexualvorgänge b. *Tuber aestivum* u. *T. brumale*, in *Biol. Zentralbl.* 58, 1938; Befruchtungsvorgänge in d. Gattung *Chaetomium*, in *Jahrb. wiss. Bot.* 90, 1941. — Harder, R., Über mikrurg. Operationen an Hymenomyceten, in *Ztschr. wiss. Mikrosk.* 44, 1927. — Hartmann, M., Unters. über relative Sexualität, I. Versuche an *Ectocarpus siliculosus*, in *Biol. Zentralbl.* 45, 1925; Verteilung, Bestimmung, Vererbung d. Geschlechtes b. d. Protisten u. Thallophyten, in *Handb. d. Vererbungswiss.* II, E, 1929. — Jollois, V., Unters. über d. Sexualitätsverhältnisse von *Dasycladus clavaeformis*, in *Biol. Zentralbl.* 46, 1926. — Joyet-Lavergne, Ph., La Physico-Chimie de la sexualité (Protoplasma-Monographien), Berlin 1931. — Kniep, H., Über d. Auftreten v. Basidien im einkernigen Mycel v. *Armillaria mellea* Fl. Dan., in *Ztschr. Bot.* 3, 1911; Beitr. z. Kenntnis d. Hymenomyceten I. Die Entwicklungsgesch. v. *Hypothrix terrestris* nov. spec., in *Ztschr. Bot.* 5, 1913; Sexualität d. niederen Pflanzen, Jena 1928; Vererbungserscheinungen bei Pilzen, in *Bibliographia Genetica* 5, 1929. — Mainx, Die Sexualität als Problem d. Genetik, Jena 1933. — Moewus, Fr., Carotinoide als Sexualstoffe v. Algen, in *Jahrb. wiss. Bot.* 86, 1938. — Kuhn, R., Moewus, Fr. u. Jerchel, D., Über d. chem. Natur d. Stoffe, welche d. Kopulation d. männl. u. weibl. Gameten v. *Chlamydomonas eugam.* im Lichte bewirken, in *Ber. Deutsch. Chem. Ges.* 71, 1938. — Wettstein, Fr. v., Gesichertes u. Problematisches z. Geschlechtsbestimmung, in *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 54, 1936.

c. Archimycetes. Barret, J. T., Development and Sexuality of some species of *Olpidiopsis* (Cornu) Fischer, in *Ann. of Bot.* 26, 1912. — Cornu, M. M., Monographie des Saprolegniées, in *Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. V*, 15, 1872. — Curtis, K. M., The Life-History and Cytology of *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc., in *Transact. Roy. Soc. London*, Ser. B, 210, 1921. — Fischer, A., Unters. über d. Parasiten d. Saprolegniaceen, in *Jahrb. wiss. Bot.* 13, 1882. — Fisch, C. I., Beitr. z. Kenntnis d. Chytridiaceen, Erlangen 1884; II. Über zwei neue Chytridiaceen, in *Sitzungsber. d. physik.-medizin. Societät Erlangen* 16, 1884. — Horne, A. S., Nuclear divisions in the *Plasmodiophorales*, in *Ann. of Bot.* 44, 1930. — Köhler, E., Beobachtungen an Zoosporenaufschwemmungen von *Synchytrium endobioticum*, in *Centralbl. Bakt. II*, 82, 1930; Zur Biologie u. Cytologie v. *Synchytrium endobioticum*, in *Phytopath. Ztschr.* 4, 1932. — Kusano, S., On the life-history and cytology of a new *Olpidium* with special reference to the copulation of motile Isogametes, in *Journ. Coll. Agric. Univ. Tokyo* 4, 1912; Cytology of *Synchytrium fulgens* Schröt., ebenda 10, 1930. — Osborn, T. G. B., *Spongospora subterranea* (Wallr.) Johnson, in *Ann. of Bot.* 25, 1911. — Schwartz, E. J., The *Plasmodiophoraceae* and their relationship to the *Mycetozoa* and the *Chytridiaceae*, in *Ann. of Bot.* 28, 1914. — Schwartz, E. J. and Cook, W. R. I., The life-history and cytology of a new species of *Olpidium*, *Olpidium radicale* n. sp., in *Trans. Brit. Myc. Soc.* 13, 1928. — Winge, Ö., Cytological studies in the *Plasmodiophoraceae*, in *Arkiv för Bot.* 12, 1913.

d. Phycomycetes. Apinis, A., Fertilisation of oospores by planogametes in *Saprolegniaceae*, in *Acta Hort. Bot. Univ. Latviens* 8, 1935. — Arens, K., Unters. über Keimung u. Zytologie d. Oosporen v. *Plasmopara viticola*, in *Jahrb. wiss. Bot.* 70, 1929. — Ashby, S. F., Relation between Cacao pod-rot and Cacao-nut pod-rot, in *Agric. News (Barbados)* 20, 1921; Oospores in cultures of *Phytophthora Faberi*, in *Kew Bull. Misc. Inf.* 1922. — Atkinson, G. F., The genus *Endogone*, in *Mem. Brooklyn Bot. Gard.* 1, 1918. — Baker, R. E. D., Observations on the conditions for the spore formation in *Sporodinia grandis*, in *New Phytologist* 30, 1931. — Blakeslee, A. F., Sexual reproduction in the *Mucorineae*, in *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.* 40, 1904; Sexual reactions between hermaphroditic and dioecious Mucors, in *Biol. Bull.* 29, 1915. — Bruyn, H. L. H., Heterothallism in *Peronospora parasitica*, in *Genetica* 19, 1937. — Bucholtz, F., Beitr. z. Kenntnis d. Gattung *Endogone* Link, in *Beih. Bot. Centralbl.* II, 29, 1912. — Burgeff, H., s. unter b. — Chodat, R. et Schopfer, W. H., Carotine et sexualité, in *C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève* 44, 1927. — Clausen, P., Über Eientwicklung und Befruchtung bei *Saprolegnia monoica*, in *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 26,

1908. — Cooper, G. O., A cytological study of fertilization in *Achlya hypogyna*, in Trans. Wisconsin Acad. Madison 24, 1929; Cytological studies on the sporangi development and gametogenesis in *Brevilegnia diclina*, ebenda. — Couch, J. N., I. Notes on the genus *Aphanomyces*, with a description of a new semiparasitic species, in Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc. 44, 1926; Heterothallism in *Dicytuchus*, a genus of the water moulds, in Ann. of Bot. 40, 1926; Heterothallism in the *Chytridiales*, in Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc. 55, 1939. — Dangeard, P. A., Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle, in Le Botaniste 9, 1906. — Davis, E. M., The fertilization of *Albugo candida*, in Bot. Gazette 29, 1900. — Drechsler, Ch., The Beet Water Mold and several related root Parasites, in Journ. of Agric. Res. 38, 1929. — Edson, H. A., *Rheosporangium aphanidermatus*, a new genus and species of fungus parasitic on sugar beets and radishes, in Journ. Agric. Res. 4, 1915. — Eidam, E., *Basidiobolus*, eine neue Gattung der Entomophthoraceen, in Coehns Beitr. Biol. Pfl. 4, 1887. — Fairchild, D. G., Über Kernteilung u. Befruchtung b. *Basidiobolus*, in Jahrb. wiss. Bot. 30, 1897. — Fisch, C., s. unter e. — Gadd, C. H., *Phytophthora Faberi* Maubl., in Ann. R. Bot. Gard. Peradenya 9, 1924; The relationship between the *Phytophthorae* associated with bud-rot disease of Palms, in Ann. of Bot. 41, 1927. — Hatch, W. R., Gametogenesis in *Allomyces arbuscula*, in Ann. of Bot. 49, 1935; Conjugation and zygotes germination in *Allomyces arbuscula*, ebenda N. S. 2, 1938. — Hoehnk, W. A., A new parasitic *Pythium*, in Mycologia 24, 1932; Zur Zytologie d. Oogon- und Eientwicklung b. *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret, in Abh. Nat. Ver. Bremen 29, 1934. — Humphrey, J. E., The *Saprolegniaceae* of the U. S., in Trans. Amer. phil. Soc. 17, 1892. — King, C. A., Observations on the cytology of *Araiopora pulchra*, in Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 31, 1904. — Kin Chou Tsang, Recherches cytologiques sur la famille des Pérnosporées; études spéciales de la reproduction sexuelle, in Le Botaniste 21, 1929. — Kniep, H., Über d. Generationswechsel v. *Allomyces*, in Ztschr. Bot. 22, 1930. — Köhler, F., Beitrag z. Kenntnis der Sexualreaktionen v. *Mucor Mucedo*, in Planta 23, 1935; Genetische Studien an *Mucor Mucedo*, in Ztschr. indukt. Abst.- und Vererbungslehre 70, 1935. — Keene, M. L., Cytological studies etc. of *Sporodinia grandis*, in Ann. of Bot. 28, 1914. — Krüger, F., Beitrag z. Kenntnis d. Kernverhältnisse v. *Albugo candida*, in Centralbl. Bakt. II, 27, 1910. — Lagerheim, G. v., Mykol. Studien II, in Bih. Svenska Vet. Acad. Handl. 25, 1900. — Laibach, F., Zur Zytologie v. *Monoblepharis*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 44, 1926; Zytolog. Unters. über Monoblepharidaceen, in Jahrb. wiss. Bot. 64, 1927. — Leonian, L. H., Heterothallism in *Phytophthora*, in Phytopathology 21, 1931. — Levinsohn, J., Beitrag z. Entwicklungsgesch. u. Biologie v. *Basidiobolus ranarum*, in Jahrb. wiss. Bot. 66, 1927. — Loewenthal, W., Beitrag z. Kenntnis des *Basidiobolus Lacertae* Eidam, in Arch. Protistenkunde 2, 1903. — Maeckel, H. G., Zur Zytologie einiger Saprolegniaceen, in Jahrb. wiss. Bot. 69, 1928. — Maurizio, A., Beiträge z. Biologie d. Saprolegnieen, in Ztschr. Fischerrei 7, 1899. — Miyake, K., The fertilization of *Pythium De-Baryanum*, in Ann. of Bot. 15, 1901. — Kuhn, R., Moewus, Fr. u. a. s. unter b. — Moreau, F., Recherches sur la reproduction des Mucorinées, in Le Botaniste 13, 1914. — Murphy, B. A., The Morphology and Cytology of the Sexual Organs of *Phytophthora erythroseptica* Pethybr., in Ann. of Bot. 32, 1918. — Nowakowski, L., Beitrag z. Kenntnis d. Chytridiaceen, II. *Polyphagus Euglenae*, in Coehns Beitr. Biol. Pfl. 2, 1877. — Pfitzer, E., *Ancylistes Closterii*, in Monatsber. Königl. Akad. Wiss. Berlin, 1872 (Mai). — Raper, J. R., Heterothallism and sterility in *Achlya* and observations on the cytology of *Achlya bisexualis*, in Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc. 52, 1936. — Rees, O. L., The morphology and development of *Entomophthora fumosa*, in Amer. Journ. Bot. 19, 1932. — Ronsdorf, Liselotte, Über die chemischen Bedingungen von Wachstum und Zygogenbildung b. *Phycomyces Blakesleeanus*, in Planta 14, 1931. — Rosenberg, O., Über die Befruchtung v. *Plasmopara alpina*, in Bih. Svenska Vet. Ak. Handl. 28, 1903. — Ruhland, W., Studien über die Befruchtung der *Albugo Lepigonii*, in Jahrb. wiss. Bot. 39, 1904. — Satina, S. and Blakeslee, A. E., The mucor parasite *Parasitella* in relation to sex, in Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 12, 1926; Studies on biochemical differences between sexes in Mucors. V. Quantitative determinations of sugars in (+) and (-) races, ebenda 14, 1928. — Scherffel, A., Zur Sexualität d. Chytridieen, in Arch. Protistenkunde 53, 1926. — Schopfer, W., Recherches sur la sexualité des champignons. Le problème de la biochimie comparée du sexe, in Bull. Soc. Bot. Genève 20, 1928; Versuche über d. Wirkung v. reinen kristallinen Vitaminen B auf *Phycomyces*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 52, 1934. — Schwartz, W., Die Zygoten v. *Phycomyces Blakesleeanus*. Unters. über die Bedingungen ihrer Bildung u. Keimung, in Flora N. F. 21, 1927. — Serbinow, J. L., Beiträge z. Kenntnis d. Phycomyceten, in Scripta Bot. Horti Univers. Petropol. 24, 1907; Sur la morphologie et la biologie du *Lagenidium sacculoides* nov. spec., in La Défense des Plantes (Leningrad) 1, 1924. — Stevens, F. L., The compound oospore of *Albugo Bliti*, in Bot. Gazette 28, 1899; Gametogenesis and fertilization in *Albugo*, ebenda 32, 1901; Studies in the fertilization of *Phycomyces*, ebenda 34, 1902. — Thaxter, R., The *Entomophthorae* of the United States, in Mem. Boston Soc. Nat. Sci. 4, 1888; A revision of the *Endogoneae*, in Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 57, 1922. — Trow, A. H., The Karyology of *Saprolegnia*, in Bot. Gazette 9, 1895; Observations of the cytology of *Pythium ultimum*, nov. spec., in Ann. of Bot. 15, 1901. — Wager, H., Observations on the Structure of the Nuclei in *Peronospora parasitica* during the formation of the oospore, in Ann. of Bot. 4, 1890; On the fertilization of *Peronospora parasitica*, ebenda 14, 1900; The Life-history and Cytology of *Polyphagus Euglenae*, ebenda 27, 1913. — Woycicki, Z., Sur la formation des zygo-

spores chez *Basidiobolus ranarum*, in Acta Soc. Bot. Polon. 5, 1927; Über die Zygogenbildung bei *Basidiobolus ranarum* II, in Flora N. F. 22, 1927. — Zopf, W., Zur Kenntnis d. Phycomyceten I, in Nova Acta Leopold. Acad. Nat. Halle 47, 1884 (1885); Die Pilze, in Schenks Handb. d. Botanik IV, 1890.

e. Ascomycetes. Aldinger, L., Cytological phenomena in *Aleuria* spec., in Amer. Journ. of Bot. 23, 1936. — Allen, R. F., A cytological study of *Erysiphe Polygoni* on *Delphinium*, in Journ. Agr. Res. 53, 1936. — Ames, L. M., A hermaphroditic self-sterile but cross-fertile condition in *Pleurorage anserina*, in Bull. Torr. Bot. Club 59, 1932; Hermaphroditism involving self-sterility and cross-fertility in the Ascomycete *Pleurorage anserina*, in Mycologia 26, 1934. — Andrus, C. F. and Harter, L. L., Morphology of Reproduction in *Ceratostomella fimbriata*, in Journ. Agric. Res. 46, 1933; Organisation of unwalled ascus in two species of *Ceratostomella*, ebenda 54, 1937. — Ashby, S. F. and Nowell, W., The fungi of Stigmatomycesis, in Ann. of Bot. 40, 1926. — Backus, M. P., Initiation of the ascocarp and associated phenomena in *Cocomyces hemisphaerius*, in Contrib. Boyce Thompson Inst. 6, 1934; The mechanics of conidial fertilization in *Neurospora sitophila*, in Bull. Torrey Bot. Club 66, 1939. — Badian, J., Sur la cytologie des levures, in Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr. Cl. Math. Nat. Sér. B, 1937. — Beatus, R., Entwicklungsgeschichtl. u. zytolog. Unters. an Ascomyceten I. *Perisporium funiculosum* Preuss, in Jahrb. wiss. Bot. 87, 1938. — Betts, E. M., Heterothallism in *Ascobolus carbonarius*, in Amer. Journ. of Bot. 13, 1926. — Biggs, R., *Dipodascus uninucleatus*, in Mycologia 29, 1937. — Brefeld, O., 1874, s. unter a. — Brown, W. H., Nuclear phenomena in *Pyronema confluentum*, in Johns Hopkins Univ. Circular 28, 1909. — Carruthers, D. B. Sc., Contribution to the Cytology of *Helvella crispa* Fries, in Ann. of Bot. 25, 1911. — Claussen, P., Zur Entwicklungsgeschichte d. Ascomyceten, *Pyronema confluentum*, in Ztschr. Bot. 4, 1912; 1921 s. unter b. — Clémencet, M., Contribution à l'étude du développement et de l'anatomie des Ascomycètes hypogés, in Le Botaniste 24, 1932. — Colson, B., The cytology and morphology of *Neurospora tetrasperma*, in Ann. of Bot. 48, 1934; The cytology and development of *Phyllactinia corylea* Lév., ebenda N. S. 2, 1938. — Dale, E., Observations on the *Gymnoascaceae*, in Ann. of Bot. 17, 1903. — Dangeard, P. A., L'origine du périthécium chez les Ascomycètes, in Le Botaniste 10, 1907; Recherches sur le développement du périthécium chez les Ascomycètes, ebenda 9, 1906. — Delitsch, E., Zur Entwicklungsgeschichte der coprophilen Ascomyceten *Lasio-bolus pulch.* usw., Inaug.-Dissert. Leipzig 1926. — Dengler, Ida, Entwicklungsgesch. Unters. an *Sordaria macrospora* Auerw., *S. uvicola* usw., in Jahrb. wiss. Bot. 84, 1937. — Derx, H. G., L'Hétéro-thallie dans le genre *Penicillium* (Note prél.), in Bull. Soc. Mycol. de France 41, 1925. — Dodge, B. O., Nuclear phenomena associated with Heterothallism and Homothallism in the Ascomycete *Neurospora*, in Journ. Agr. Res. 35, 1927; Production of fertile hybrids in the Ascomycete *Neurospora*, ebenda 36, 1928; A recessive factor lethal for ascospore formation in *Neurospora*, in Bull. Torr. Bot. Club 62, 1936; Spermatia and nuclear migrations in *Pleurorage anserina*, in Mycologia 28, 1936; The mechanics of sexual reproduction in *Neurospora*, ebenda 27, 1935; Methods of culture and the morphology of the archicarp in certain species of the *Ascobolaceae*, in Bull. Torr. Bot. Club 39, 1912. — Dodge, C. W., The higher *Plectascales*, in Ann. mycol. 27, 1929. — Dowding, E. S., The sexuality of *Ascobolus stercorarius* and the transportation of the oidia by mites and flies, in Ann. of Bot. 45, 1931; The sexuality of the normal gigant, and dwarf spores of *Pleurorage anserina* (Ces.) Ktze., ebenda 45, 1931; *Gelasinospora*, a new genus of *Pyrenomyctes* with pitted spores, in Canad. Journ. of Res. 9, 1933. — Drayton, F. L., The sexual mechanism of *Sclerotinia Gladioli*, in Mycologia 26, 1934; The perfect stage of *Botrytis convoluta*, ebenda 29, 1937. — Duff, G. H., Development of *Geoglossaceae*, in Bot. Gazette 74, 1922. — Eftimiu, P. et Kharbush, S., Le développement des périthécies et le phénomène de la réduction chromatique chez les Erysiphacées, in Le Botaniste 20, 1928. — Eidam, E., I. Zur Kenntnis d. Entwicklung bei den Ascomyceten, in Coehns Beitr. Biol. Pfl. 3, 1883. — Emmons, C. W., The development of the ascocarp in two species of *Thielavia*, in Bull. Torr. Bot. Club 59, 1932; The ascocarps in species of *Penicillium*, in Mycologia 27, 1935. — Faull, J. H., The cytology of *Laboulbenia chaetophora* and *L. Gyrinidarum*, in Ann. of Bot. 26, 1912. — Fitzpatrick, H. M., Sexuality in *Rhizina undulata*, in Bot. Gazette 65, 1918. — Frey, Ch. N., The cytology and physiology of *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint., in Trans. Wisconsin Acad. Sci. 21, 1924. — Gäumann, E., Über die Entwicklung von *Lanomyces*, einer neuen Perisporiaceengattung, in Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 32, 1922; 1940 s. unter a. — Ghatak, P. N., On the development of the peritheciun of *Microeurotium albidum*, in Ann. of Bot. 50, 1936. — Green, E., Observation on certain *Ascobolaceae*, in Trans. Brit. Mycol. Soc. 15, 1930. — Greis, H., Entwicklungsgeschichte v. *Sordaria fimicola* (Rob.), in Bot. Archiv 38, 1936; Die Sexualvorgänge bei *Tuber aestivum* u. *T. brumale*, in Biol. Zentralbl. 58, 1938; Ascusentwicklung von *Tuber aestivum* u. *T. brumale*, in Ztschr. Bot. 34, 1939; Befruchtungsarten bei *Morchella*, in Jahrb. wiss. Bot. 89, 1940; Mutations- und Isolationsversuche z. Beeinflussung d. Geschlechtes v. *Sordaria fimicola* (Rob.), in Ztschr. Bot. 36, 1941; Befruchtungsvorgänge in der Gattung *Chaetomium*, in Jahrb. wiss. Bot. 90, 1941. — Greis, H. und Ida Greis-Dengler, Z. Biologie u. Entwicklungsgeschichte v. *Rosellinia reticulosa* nov. spec., in Jahrb. wiss. Bot. 89, 1940. — Guilliermond, A., Recherches sur la germination des spores et la conjugaison chez les levures, in Rev. gén. de Bot. 17, 1905; Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Endomycétées, ebenda 21, 1909; Levaduras del Pulque, in Boletín de la Dirección de Estudios biológicos Mexico, 1917; *Zygosaccharomyces Nadsonii*: Nouvelle

espèce de levures à conjugaison hétérogamique, in Bull. Soc. Myc. de France 34, 1918; Recherches sur quelques Ascomycètes inférieurs isolés de la stigmatomycose des graines de cotonnier, Essai sur la phylogénie des Ascomycètes, in Rev. gén. de Bot. 40, 1928; Nouvelles observations sur la sexualité des levures et quelques considérations sur la phylogénie de ces champignons, in Rev. gén. de Bot. 48, 1936. — Gwynne-Vaughan, H. C. I., Contributions to the study of *Lachnea melatoma*, in Ann. of Bot. N. S. I, 1937. — Gwynne-Vaughan, H. C. I. and Williamson, H. S., Contributions to the study of *Pyronema confluens*, in Ann. of Bot. 45, 1931; Contributions to the study of *Humaria granulata* Quél., ebenda 44, 1930; The cytology and development of *Ascobolus magnificus*, ebenda 46, 1932; The cytology and development of *Ascophanus aurora*, ebenda 48, 1934. — Harder, R. u. Sörgel, G., Über einen plano-isogamen Phycomyceten, in Ges. d. Wissenschaften zu Göttingen, Nachr. aus d. Biologie 3, 1938. — Harper, R. A., Sexual reproduction and organization of the nucleus in certain Mildews, Carnegie Inst. Wash. Publ. 37, 1905. — Hein, I., Studies on morphogenesis and development of the ascocarp of *Sphaerotheca castagnaei*, in Bull. Torr. Bot. Club 54, 1927. — Higgins, B. B., Morphology and life history of some Ascomycetes with special reference to the presence and function of spermatia III, in Amer. Journ. of Bot. 23, 1936. — Jenkins, W. A., The cherry leaf-spot fungus, *Mycosphaerella cerasella* Ad., in Phytopathology 20, 1930; Two fungi causing leaf-spot of peanut, in Journ. Agr. Res. 56, 1938; The development of *Mycosphaerella Berkeleyi*, ebenda 58, 1939; The development of *Cordyceps agariciformis*, in Mycologia 26, 1934. — Jones, S. G., The development of the perithecium of *Ophiobolus graminis* Sacc., in Ann. of Bot. 40, 1926; The Structure of *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chev., ebenda 49, 1935. — Juel, H. O., Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus*, in Flora 91, 1902; Zytologische Pilzstudien II. Zur Kenntnis d. Hemiasceen, in Nova Acta R. Soc. Sci. Upsal. Ser. IV, 5, 1921. — Killian, K., Über die Sexualität v. *Venturia inaequalis* (Cooke) Ad., in Ztschr. f. Bot. 9, 1917; Morphologie, Biologie u. Entwicklungsgeschichte v. *Cryptomycetes Pteridis* (Rebent.) Rehm, in Ztschr. Bot. 10, 1918; Le Développement du Stigmatea Robertiani Fr., in Rev. gén. de Bot. 34, 1922. — Killian, Ch., Le Développement du Lasiosbotrys Lonicerae Kze., in Ann. Sci. Nat. Bot. 10. sér. 20, 1938. — Killian, K., Sur la sexualité de l'Ergot de Seigle, le *Claviceps purpurea* (Tul.), in Bull. Soc. Mycol. de France 35, 1919. — De Lamater, E. D., Crozier formation in the Gymnoascaceae (A prel. Note), in Mycologia 29, 1937. — Lieberman, C., Observations on *Thyronectria denigrata*, in Mycologia 30, 1938. — Likhite, V., Recherches sur le développement et la biologie de quelques Ascomycètes, in Rev. gén. Bot. 38, 1926. — Manuel, J., Observations sur la sexualité de deux espèces du genre *Endomycopsis*, in Compt. rend. Séanc. Soc. Biol. Paris 122, 1936. — McCubbin, W. A., Development of the *Helvellineae*, in Bot. Gaz. 49, 1910. — Miller, J. H., Biological studies in the *Sphaeriidae*, in Mycologia 20, 1928; Studies in the development of two *Myriangium* species and the systematic position of the Order *Myriangiales*, ebenda 30, 1938. — Mittmann, G., Kulturversuche mit Einsporstämmen und zytol. Unters. in der Gattung *Ceratostomella*, in Jahrb. wiss. Bot. 77, 1933. — Moreau, M. et Mme. F., Le développement du périthécium chez quelques Ascomycètes, in Rev. gén. Bot. 42, 1930. — Nadson, G. et Konokotin, A., *Guilliermondia*, un nouveau genre de la famille des Saccharomycètes à copulation hétérogamique, in Bull. Jard. Bot. St. Pétersbourg 11, 1911. — Nannfeldt, J. A., Studien über d. Morphologie u. Systematik der nichtlichenisierten inoperculaten Discomyceten, in Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis Ser. IV, 8, 1932. — Nienburg, W., Zur Entwicklungsgeschichte v. *Polystigma rubrum* DC., in Ztschr. Bot. 6, 1914. — Oltmanns, Fr., Über die Entwicklung d. Peritheciën in d. Gattung *Chaetomium*, in Bot. Ztg. 45, 1887. — Overton, J. B., The morphology of the ascocarp and sporeformation in the manyspored asci of *Thecotheus Pelletieri*, in Bot. Gazette 42, 1906. — Page, W. M., A contribution to the life-history of *Sordaria fimicola*, in Trans. Brit. Mycol. Soc. 17, 1933. — Keitt, G. W. and Palmer, D. H., Heterothallism and variability in *Venturia inaequalis*, in Amer. Journ. Bot. 25, 1938. — Pomerleau, R., Recherches sur le *Gnomonia ulmea* (Schw.) Thüm., in Contrib. Inst. Bot. Univ. Montréal 31, 1938. — Ramlow, G., Beitr. z. Entwicklungsgeschichte d. Ascoboleen, in Mycol. Centralbl. 5, 1914. — Raymond, J. R., Contribution à la connaissance cytologique des Ascomycètes, in Le Botaniste 26, 1934. — Satava, J., Die Geschlechtsformen d. Hefen, in Österr. Brauer- u. Hopfenzeitung 31, 1918. — Satina, S., Fécondation et développement de l'apothèce chez *Cubonia brachysaca* (March.) Sacc., in Journ. Soc. Bot. Russie 2, 1919; Beitr. z. Kenntnis d. Ascomyceten *Magnusia nitida* Sacc., in Bot. Archiv 3, 1923. — Schikorra, W., Über die Entwicklungsgeschichte v. *Monascus*, in Ztschr. Bot. 1, 1909. — Schönenfeldt, M., Entwicklungsgesch. Unters. bei *Neurospora tetrasperma* u. *N. siopiphila*, in Ztschr. indukt. Abst.- u. Vererbungsdl. 69, 1935. — Schweizer, G., Ein Beitr. z. Entwicklungsgesch. u. Biologie v. *Ascobolus citrinus* nov. spec., in Ztschr. Bot. 15, 1923; Zur Entwicklungsgeschichte v. *Ascobolus strobilinus* n. spec., in Planta 12, 1931; Studien über d. Kernverhältnisse im Archikarp v. *Ascobolus furfuraceus* Pers., in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 50, 1932. — Shear, C. L. and Dodge, B. O., Life histories and heterothallism of the red bread-mold fungi of the *Monilia siopiphila* group, in Journ. Agr. Res. 34, 1927. — Sörgel, G., Unters. über d. Generationswechsel v. *Allomyces*, in Ztschr. Bot. 31, 1937. — Swingle, D. B., Fertilization in *Ascodesmis nigricans*, in Amer. Journ. Bot. 21, 1934. — Tai, F. L., Observations in the development of *Myriangium Bambusae* Rick., in Sinensis 1, 1931. — Tandy, G., The Cytology of *Pyronema domesticum* (Sow.) Sacc., in Ann. of Bot. 41, 1927. — Thaxter, R., Contribution towards a Monograph of the *Laboulbeniaceae* I,

in Mem. Amer. Acad. Arts Sci. 12, 1896; Desgleichen II, ebenda 13, 1908. — Varitchak, B., Contribution à l'étude du développement des Ascomycètes, in Le Botaniste 23, 1931; L'évolution nucléaire dans le sac sporifère de *Pericystis apis* Maassen et sa signification pour la phylogénie des Ascomycètes, ebenda 25, 1933. — Walker, L. B., Studies on *Ascoidea rubescens*, I. History and development, in Mycologia 23, 1931; Ebenso, II. Cytological observations, ebenda 27, 1935. — Wieben, M., Die Infektion, die Mycelüberwinterung u. die Kopulation bei Exoasaceen, in Forschungen aus d. Gebiet d. Pfl.krankheiten 3, 1927. — Wilcox, M. S., The sexuality and the arrangement of the spores in the ascus of *Neurospora sitophila*, in Mycologia 20, 1928. — Winge, Oe., On haplophase and diplophase in some *Saccharomyces*, in C. R. Trav. Lab. Carlsberg, Ser. Phys. 21, 1934. — Wolf, F. A., Morphology of *Polythrinicium*, causing sooty blotch of clover, in Mycologia 27, 1935. — Zickler, H., Genetische Unters. an einem heterothallischen Ascomyceten (*Bombardia lunata*, nov. spec.), in Planta 22, 1934; Die Spermatienbefruchtung bei *Bombardia lunata*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55, 1937; Die Vererbung d. Geschlechter bei dem Ascomyceten *Bombardia lunata* Zckl., in Ztschr. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. 73, 1937.

f. Basidiomycetes. Allen, R. F., A cytological study of heterothallism in *Puccinia graminis*, in Journ. Agr. Res. 40, 1930; A cytological study of heterothallism in *Puccinia coronata*, ebenda 45, 1932; A cytol. study of heterothallism in *Puccinia triticina*, ebenda 47, 1933; The spermatia of corn rust, *Puccinia Sorghi*, in Phytopathology 23, 1933; A cytological study of heterothallism in *Puccinia Sorghi*, in Journ. Agr. Res. 49, 1934; A cytological study of *Puccinia Malvacearum*, ebenda 51, 1936. — Andrus, C. F., The mechanism of sex in *Uromyces appendiculatus* and *U. vignae*, ebenda 42, 1931. — Bauch, R., Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale b. *Ustilago violacea*, in Biol. Zentralbl. 42, 1922; Über *Ustilago longissima* u. ihre Var. *macrospora*, in Ztschr. Bot. 15, 1923; Unters. über d. Entwicklungsgeschichte u. Sexualphysiologie d. *Ustilago bromivora* und *Ustilago grandis*, in Ztschr. Bot. 17, 1925; Rassenunterschiede u. sek. Geschlechtsmerkmale beim Antherenbrand, in Biol. Zentralbl. 47, 1927; Über multipolare Sexualität b. *Ustilago longissima*, in Arch. f. Protistenkunde 70, 1930; Geograph. Verbreitung u. funk. Differenzierung d. Faktoren bei der multipolaren Sexualität v. *Ustilago longissima*, ebenda 75, 1931; *Sphaelotheca Schweinfurthiana*, ein neuer multipolar sexueller Brandpilz, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 50, 1932; Über d. genet. Grundlagen v. Zwittrigkeit u. neutral. Verhalten bei Brandpilzen, in Planta 17, 1932; Über Kreuzungen zwischen bipolar u. tetrapolar sexuellen Brandpilzen, in Ztschr. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. 67, 1934; Die Sexualität v. *Ustilago Scorzonerae* u. *Ust. Zeae*, in Phytopath. Ztschr. 5, 1932. — Blackman, V. H., On the Fertilization, Alternation of Generations, and general Cytology of the *Uredineae*, in Ann. of Bot. 18, 1904. — Blackman, V. H. and Fraser, H. C. I., II. Further studies on the sexuality of the *Uredineae*, in Ann. of Bot. 20, 1906. — Brown, A. M., Diploidization of haploid by diploid mycelium of *Puccinia Helianthi*, in Nature (London) 130, 1932; A study of coalescing haploid pustules in *Puccinia Helianthi*, in Phytopathology 25, 1935; The sexual behaviour of several plant rusts, in Canad. Journ. Res. 18, 1940. — Brunswick, H., I. Unters. über d. Geschlechts- und Kernverhältnisse b. d. Hymenomycetengattung *Coprinus*, in Bot. Abhandl. herausgeg. v. Göbel 5, 1924; II. Neuere Unters. über d. Sexualitätsverhältnisse b. d. Pilzen (Sammelref.), in Ztschr. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. 34, 1924; Die Reduktionsteilung b. d. Basidiomyceten, in Ztschr. Bot. 18, 1926. — Buller, A. H. R., Fusion between flexuous hyphae and pyrenidiospores, in Nature (London) 141, 1938. — Boss, G., Beitr. z. Zytologie d. Ustilagineen, in Planta 3, 1927. — Christman, A. H., The alternation of generations and the morphology of the spore forms in the rusts, in Bot. Gaz. 44, 1907. — Craigie, J. H., Experiments on the sex in rust fungi, in Nature (London) 120, 1927; Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi, ebenda 120, 1927; On the occurrence of pycnia and aecia in certain rust fungi, in Phytopathology 18, 1928; An experimental investigation of the sex in the rust fungi, ebenda 21, 1931. — Flerow, B. K., Sur la cytologie de la *Doassansia Alismatis* Cornu, in Journ. Soc. Bot. Russie 9, 1924. — Funke, G. L., Die Isolierung v. Basidiosporen mit d. Mikromanipulator v. Janse u. Péterfi, in Ztschr. Bot. 16, 1924. — Greis, H., *Nidulariopsis melanocarpa* n. spec., in Hedwigia 75, 1935; Entwicklungsgeschichtl. Unters. an Basidiomyceten IV. Entwicklungsgesch. v. *Solenia anomala* Pat., in Jahrb. wiss. Bot. 87, 1938 u. ineditiert; 1941, s. unter e (*Sordaria fimicola*). — Hanna, W. F., The problem of sex in *Coprinus lagopus*, in Ann. of Bot. 39, 1925; Sex. stability in monosporous mycelia of *Copr. lagopus*, ebenda 42, 1928; Studies in the physiology and cytology of *Ustilago Zeae* and *Sorosprium Reilianum*, in Phytopathology 19, 1929. — Homma, Y., Homothallism in *Sphaerotheca fuliginea*, in Proc. Imper. Acad. Tokyo 9, 1933; A life cycle of *Sphaerotheca fuliginea* forma *Pollacci*, parasitic on Taraxacum ceratophorum, in Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 13, 1934. — Harder, R., Mikruratische Unters. über d. geschl. Tendenz d. Paarkerne d. homothall. *Coprinus sterquilinus* Fr., in Planta 2, 1927; Über Geschlechtsverlust bzw. Verlust d. Kopulationsfähigkeit b. *Pholiota mutabilis*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 45, 1927; Zur Frage nach d. Rolle v. Kern u. Plasma im Zellgeschehen, in Ztschr. Bot. 19, 1927. — Hartmann, M., Über sexuelle Differenzierung u. relative Sexualität in Studia Mendelianae, Brünn 1928; 1929, s. unter b; Beiträge z. Sex.-Theorie mit bes. Berücksichtigung neuer Ergebn. v. Fr. Möwus, in Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss. Phys. Math. Kl. 20, 1934. — Hartnack, W., Die Entstehung d. Paarkernmycels b. *Collybia tuberosa*, in Ztschr. Bot. 24, 1931. — Hoffmann, A. W., Z. Entwicklungsgesch. v. *Endophyllum Sempervivi*, in Zentralbl. Bakt. II, 32, 1912. — Hüttig, W., Über phys.

u. chem. Beeinflussungen d. Zeitpunktes d. Chromosomenreduktion bei Brandpilzen, in Ztschr. Bot. 26, 1933. — Jackson, H. S., The nuclear cycle in *Herpobasidium filicinum*, with a discussion of the significance of homothallism in Basidiomycetes, in Mycologia 27, 1935. — Kniep, H., Über morph. u. physiol. Geschlechtsdifferenzierung, in Verh. phys.-mediz. Ges. Würzburg 46, 1920; Über *Urocystis Anemones* (Pers.) Wint., in Ztschr. Bot. 1921; Über Geschlechtsbestimmung u. Reduktionsteilung, in Verh. phys.-mediz. Ges. Würzburg 47, 1922; Über Artkreuzungen b. Brandpilzen, in Ztschr. Pilzkunde N. F. 5, 1926; Vererbungserscheinungen b. Pilzen, in Bibliographia Genetica 5, 1929; s. unter a usw. — Kunkel, L. O., Further data on the Orange-Rusts of Rubus, in Journ. Agr. Res. 19, 1920. — Kurssanow, L., Recherches morphologiques et cytologiques sur les Urédinées, in Bull. Soc. Nat. Moscou N. S. 31, 1922; Ebenso, 1917. — Lamb, I. M., The initiation of Dikaryophase in *Puccinia Phragmitis* (Schum.) Körn., in Ann. of Bot. 49, 1935. — Lehfeldt, W., Über d. Entstehung d. Paarkernmycels b. heterothall. Basidiomyceten, in Hedwigia 64, 1923. — Lindfors, Th., Mykologische Notizen, in Svensk Bot. Tidskr. 12, 1918; Studien über d. Entwicklungsverlauf bei einigen Rostpilzen (Inaug.-Diss. Upsala), ebenda 18, 1924. — Maire, R., L'évolution nucléaire chez les *Endophyllum*, in Journ. de Bot. 14, 1900. — Moreau, Mme. F., Les phénomènes de la sexualité des Urédinées, in Le Botaniste 13, 1914. — Moreau, F. et Moreau, F. Mr. et Mme., Les Urédinées du groupe *Endophyllum*, in Bull. Soc. Bot. de France 66, 1919. — Mounce, J., Homothallism and the Production of Fruit-bodies by monosporous mycelia in the genus *Coprinus*, in Trans. Brit. Mycol. Soc. 7, 1921; Homothallism and Heterothallism in the genus *Coprinus*, ebenda 7, 1922; Studies in Forest Pathology II. The Biology of *Fomes pinicola* (Sw.) Cooke, in Dominium of Canada, Department of Agriculture, Bulletin 111, 1929. — Neuhoff, W., Zytologie u. system. Stellung d. Auriculariaceen u. Tremellaceen, in Bot. Archiv 8, 1924. — Newton, D. E., The distribution of spores of diverse sex on the hymenium of *Coprinus lagopus*, in Ann. of Bot. 40, 1926. — Noble, M., The morphology and cytology of *Typhula Trifolii* Rostr., in Ann. of Bot. N. S. 1, 1937. — Poirault, G., Sur quelques Urédinées nouvelles, in Bull. Assoc. Nat. Nice et Alpes-Maritimes 1, 1913; Sur quelques champignons parasites rares ou nouveaux observés dans les Alpes-Maritimes, ebenda 2, 1915. — Quintalha, A., La descendance des copulations illégitimes chez les Hymenomycètes, in C. R. Soc. Biol. 117, 1934; Cytologie et génétique de la sexualité chez les Hymenomycètes, in Bol. Soc. Broteriana 10, 1935. — Seyfert, R., Über Schnallenbildung im Paarkernmycel d. Brandpilze, in Ztschr. Bot. 19, 1927. — Shear, C. L. and Dodge, B. O., The life-history of *Filacre faginea* (Fr.) B. et Br., in Journ. Agr. Res. 30, 1925. — Stakman, E. C. and Christensen, J. J., Heterothallism in *Ustilago Zeae*, in Phytopathology 17, 1927. — Stempell, K. L., Studien über d. Entw.-geschichte einiger *Entyloma*-Arten, in Ztschr. Bot. 28, 1935. — Stevens, E., Cytological features of the life-history of *Gymnosporangium Juniperi-virginianae*, in Bot. Gaz. 89, 1930. — Thren, R., Über Zustandekommen u. Erhaltung der Dikaryophase v. *Ustilago nuda*, in Zeitschr. Bot. 36, 1941. — Vandendries, R., Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes, in Mém. Acad. Belg. Cl. Sci. Sér. 2, 5, 1923; Nouvelles recherches sur la sexualité des Basidiomycètes, in Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 56, 1923; Contributions nouvelles à l'étude de la sexualité des Basidiomycètes, in Cellule 35, 1924; L'hétéro-homothallisme dans le genre *Coprinus*, in Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 57, 1925; Les mutations sexuelles des Basidiomycètes, ebenda 58, 1925; La tétrapolarité sexuelle des *Coprinus*, ebenda 58, 1926; Les mutations sexuelles. L'hétéro-homothallisme, in Mém. Acad. Belg. Cl. des Sci. 9, 1927; Nouvelles investigations dans le domaine sexuel des Hymenomycètes, in Bull. Soc. Mycol. de France 49, 1933; Les modalités sexuelles des Basidiomycètes, in Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 70, 1937. — Vandendries, R. et Brodie, H. J., La tétrapolarité et l'étude exper. des barrages sex. chez les Basidiomycètes, in Bull. Acad. Roy. Belg. 19, 1933. — Vandendries, R. et Martens, P., Oides haploides et diploides sur mycel., ebenda 18, 1932.

### Zur Geschichte der Sexualität der Pilze.

Das Vorkommen echter Sexualität bei den Pilzen war lange umstritten, und auch heute sind die Meinungen über die einzelnen Teilevorgänge bei der geschlechtlichen Fortpflanzung noch verschieden. Die Entdeckung der Sexualität der Pilze führt auf Ehrenberg (1820) zurück, der geschlechtliche Vorgänge bei *Sporodinia grandis* Link fand. Bald aber waren die viel bestrittenen Angaben Ehrenbergs wieder vergessen. Das Problem rückte erst mit den Untersuchungen De Barys wieder in den Vordergrund. 1863 erschien seine Arbeit über die Fruchtentwicklung der *Ascomycetes*, 1870 seine Untersuchungen über die Sexualorgane von *Aspergillus*, *Erysiphe* und *Pyronema confluens*, in denen er die Geschlechtsvorgänge den Kenntnissen und Hilfsmitteln der damaligen Zeit entsprechend richtig schilderte. Tulasne (1866) beobachtete bei *Pyronema* den Übertritt des Antheridiuminhaltes in das Ascogon. 1871 sah Janczewski bei *Ascobolus furfuraceus* die Entstehung der ascogenen Hyphen aus dem Ascogon und den Zusammenhang der ascogenen Hyphen mit dem Ascus. De Bary deutete auch die Sporidienkopulation bei *Ustilago* und *Tilletia*, die Tulasne (1854) entdeckt hatte, in

konsequenter Weise als Geschlechtsvorgang. In seiner Morphologie der Pilze (1866 und 1884) faßte De Bary die Kenntnisse seiner Zeit über die Sexualität der Pilze in mustergültiger Weise zusammen und legte damit den Grundstein für unsere heutigen Anschauungen über die Sexualität der Pilze. Von da ab setzte eine planmäßige Erforschung der Geschlechtlichkeit der Pilze ein. Freilich folgte bald ein starker Rückschlag durch Brefeld, einen Schüler De Barys, der grundsätzlich jedes Vorkommen von Geschlechtsvorgängen bei den Pilzen in Abrede stellte, obwohl gerade er es war, der die experimentelle Mykologie begründete, indem er die Forderung aufstellte, daß es zur Erforschung der Pilze notwendig sei, von Einsporenlösungen auszugehen, diese Forderung in allen ihren Konsequenzen durchführte und damit bahnbrechend für die Mykologie war. Er ging freilich von einer falschen Voraussetzung aus, und damit brach in dem Augenblick, in dem der Irrtum erkannt war, sein ganzes Gebäude, das er mit unendlichem Fleiß und Geschick aufgebaut hatte, völlig zusammen. Aber gerade die konsequente Arbeit Brefelds war es, die ihm viele Anhänger gewann, die gegen De Barys Theorie Sturm liefen, und zwar für einige Zeit mit Erfolg. Je mehr aber die Kenntnisse sich erweiterten und je mehr die Hilfsmittel der Mikroskopie sich verfeinerten, desto mehr gewann die Theorie De Barys Boden und setzte sich schließlich siegreich durch.

De Bary hatte auch bereits bei den Pilzen Zellkerne gesehen und beobachtet, daß bei der Ascusbildung von *Pyronema* bis zur Sporenbildung ein Kern im Ascus vorhanden war, aus dem dann schließlich 8 Kerne kurz vor der Sporenbildung hervorgingen. 1866 beobachtete er in der Basidie ähnliche Vorgänge. Von nun ab mehrten sich die Beobachtungen über die Kerne in den Pilzhypfen, und in den 90er Jahren des vorigen Jahrhunderts begannen sich auch allmählich die Zusammenhänge zwischen den Geschlechtsvorgängen und dem Kerngeschehen in den Pilzhypfen zu klären (Trow 1895; Wager 1890; Berlese 1898 u. a.).

Der alte Gegensatz De Bary-Brefeld ist in unseren Tagen, wenn auch in anderer Hinsicht und in gemilderten Formen, wieder zum Ausbruch gekommen: Dangeard-Harper. Dangeard hat das Verdienst, daß er die Kernverschmelzung im Ascus, in der Basidie und in der Brandspore entdeckt hat. Sein Schüler Sappin-Trouffy stellte das gleiche für die Teleutosporen der *Uredinales* fest und fand, daß die Dikaryophase der *Uredinales* bereits in der Aecidiospore zustandekommt und sich bis in die Teleutospore erhält. Dangeard betrachtet nun die Kernverschmelzung im Ascus, in der Basidie, Brand- und Teleutospore als den alleinigen Geschlechtsvorgang bei den Pilzen und hält die Ascogone und Antheridien der *Ascomycetes* lediglich für Relikte einer erloschenen Sexualität. In diesen finde keine Kernverschmelzung mehr statt; diese sei auf den Ascus verlegt worden, der somit als Oogon funktioniere (von einer anderen Voraussetzung ausgehend betrachtet übrigens auch Lohwag den Ascus (und die Basidie) als ein Oogon, bzw. als ein Homologon zu diesem). Harper schließt sich der De Baryschen Auffassung über die Natur der Ascogone und Antheridien an. Er findet bei *Sphaerotheca Castanei* Lév. den Übertritt des Kernes aus dem Antheridium in das Ascogon und das Verschmelzen der beiden Kerne im Ascogon. Aus dem letzteren entspringt eine Hyphe, die zunächst mehrkernig ist und sich an ihrem Ende in einen Ascus umwandelt. Im jungen Ascus finden sich zwei Kerne, die miteinander verschmelzen. Nach Harper finden also zwei Kernverschmelzungen statt, eine im Ascogon und eine im Ascus. Das gleiche Verhalten stellte er später für die übrigen *Erysiphaceae* fest, ebenso für *Pyronema* (1900). Hinsichtlich der Kernverschmelzung im Ascus stimmen Dangeard und Harper überein. Ersterer hält jedoch diese Kernverschmelzung für den alleinigen Sexualvorgang, letzterer betrachtet ihn dagegen als einen vegetativen Vorgang und hält im Gegensatz zu Dangeard die Kernverschmelzung im Ascogon, die Dangeard nicht findet, als den alleinigen und wahren Geschlechtsvorgang. Die beiden Gegensätze stehen sich schroff gegenüber. Später untersuchte Claussen (1907) *Pyronema* und fand im Ascogon keine Kernverschmelzung, sondern nur eine solche im Ascus. Damit schien die „doppelte Befruchtung“ erledigt zu sein. An zahlreichen Objekten wurde dann insbesondere von deutschen Forschern ein ähnliches Verhalten gefunden, wie es Claussen bei *Pyronema* fand. Während die angelsächsische Auffassung eine doppelte Befruchtung (besser eine doppelte Kernverschmelzung)

zung) annimmt, nimmt die deutsche Schule, die auf Claußen zurückgeht, nur eine einmalige Kernverschmelzung, im Ascus, an. Diesen Gegensatz sucht neuerdings Gäumann (1940) dadurch zu überbrücken, daß er auf Grund neuerer Untersuchungen, die mittels Chromosomenzählung im Ascogon und bei der Reduktionsteilung an manchen Objekten eine doppelte Kernverschmelzung wahrscheinlich zu machen scheinen, annimmt, daß eine solche zwar tatsächlich vorzukommen scheine, daß aber die erste Kernverschmelzung im Ascogon unspezifisch sei und nur vegetativen (somatischen) Charakter besitze und erst die zweite Kernverschmelzung im Ascus eine Karyogamie, eine Befruchtung, sei. Er stützt sich dabei vor allem auf die Befunde von Gwynne-Vaughan und Williamson (1931), die bei *Pyronema confluens* Tul. eine Kernverschmelzung im Ascogon finden. Solche Verschmelzungskerne paaren sich dann in den ascogenen Hyphen erneut und verschmelzen zum zweiten Male im Ascus. Der Zygotenkern des jungen Ascus besitzt demnach eine tetraploide Chromosomenzahl, und im Ascus findet eine doppelte Reduktionsteilung statt, aus der wieder haploide Kerne entstehen sollen. „Da diese Befunde durch Auszählung von Gemini gestützt sind, bleibt an ihnen nicht zu zweifeln“ (Gäumann). Ferner: „Raymond (1934) hat festgestellt, daß bei *Lachnea stercorea* Pers. unspezifische Kernverschmelzungen in den gewöhnlichen vegetativen Hyphen noch zahlreicher als in den Ascogenen vorkommen und offenbar nur eine vegetative Bedeutung haben, also nicht eine neue Kernphase, eine Diplophase, einleiten.“ Die Widersprüche der einzelnen Untersucher hinsichtlich der doppelten Kernverschmelzung sind nach Gäumann auf ein schwankendes Verhalten des Pilzes zurückzuführen, zumal Tandy (1927) bei *Pyronema domesticum* Sacc. sowohl den Claußenschen als den Harperschen Typ der Kernverschmelzung in ein und demselben Ascogon beobachtet hat. Danach paart sich ein Teil der Kerne (der männlichen und weiblichen) im Ascogon, wandert als Paar in die ascogenen Hyphen hinaus und verschmilzt erst im Ascus; ein anderer Teil der männlichen und weiblichen Kerne verschmilzt aber bereits im Ascogon und solche Kopulationskerne ordnen sich erneut zu Paaren an, wandern in die ascogenen Hyphen als Paarkerne hinaus und verschmelzen im Ascus zum zweiten Male. Im ersten Falle sind daher die Zygotkerne (primären Ascuskerne) diploid und erfahren eine einfache Reduktion der Chromosomenzahl. Im letzten Falle sind die Zygotkerne des Ascus dagegen tetraploid und werden im Ascus durch eine zweimalige Reduktion wieder zu haploiden Kernen. Auch an diesen Befunden sei nicht zu zweifeln, da sie sich ebenfalls auf Geminizählung stützen.

Zusammenfassend kommt Gäumann zu dem Schlusse: „Es dürfte somit dem Claußenschen und Harperschen Schema der Ascomycetenbefruchtung ähnlich ergehen wie der De Bary-Brefeldschen Kontroverse über die Sexualität der Pilze. Beide haben recht: der Schwankungsbereich der Pilze ist eben größer als man ursprünglich annahm. In diesem schwankenden Verhalten liegt heute das Problem der Ascomyceten; sie können sich getragen, wie unser Schema es vorsieht, sie können es aber aus noch unbekannten Gründen auch bleiben lassen und andere Wege gehen. Ihr Entwicklungsgang ist nur noch morphologisch, nicht mehr karyologisch fixiert.“

Nach diesen Ausführungen zu schließen, ist Gäumann daher geneigt, ähnlich wie Dangeard den eigentlichen Befruchtungsvorgang bei den *Ascomycetes* nur noch in der Kernverschmelzung im Ascus zu sehen, während die Kernpaarung im Ascogon nur noch „somatischen“ Charakter besitzt. Ähnlich wie Dangeard führt daher Gäumanns Auffassung zu dem zwangsläufigen Ergebnis, daß die Antheridien und Ascogene keine Sexualorgane mehr sind, sondern nur noch vegetativen Charakter besitzen. Dies müßte notwendigerweise unsere Anschauungen über die Sexualität der Pilze von Grund auf verändern. Als Sexualvorgang könnte dann nur noch die Kernverschmelzung im Ascus und in der Basidie bzw. in deren Homologa bezeichnet werden. Von einer Stellungnahme sei hier abgesehen. Wir werden darauf zurückkommen, wenn wir die Sexualvorgänge im einzelnen besprochen haben. Nur so viel sei hier schon gesagt, daß mit einer doppelten Kernverschmelzung unsere Anschauungen über die Vererbungstatsachen, die wir bisher bei den Pilzen festgestellt haben und die sich mit denen an anderen Organismen decken, von Grund auf modifiziert werden müßten. Bei den Pilzen mit doppelter Kernverschmelzung müßte der Austausch von Faktoren und die Chromo-

somenkonjugation anders ablaufen als bei den Organismen, die nur eine einfache Kernverschmelzung besitzen. Zu der Geminizählung, die Gäumann zu seiner neuerlichen Ansicht führt, sei nur so viel betont, daß gerade die Chromosomenzählung der Pilze auf allergrößte Schwierigkeiten stößt und daß es vielfach nicht möglich ist, zu entscheiden, ob ganze Gemini oder nur Chromosomenspalthälften vorliegen, da die Chromosomen der Pilze nach den bis heute bekannten Fällen sehr leicht zu Verklumpungen neigen, die jede Zählung illusorisch machen können. Die Chromosomenzählungen der Pilze gehören zu den unsichersten Ergebnissen in der gesamten Mykologie überhaupt, was schon daraus ersichtlich ist, daß für die allermeisten Pilze eine viel zu geringe Zahl (meist 2 oder 4) angegeben wurde und daß kaum zwei Forscher an ein und demselben Objekt hinsichtlich der Chromosomenzahl übereinstimmen. So verlockend daher zunächst Zählungen erscheinen, so muß doch große Zurückhaltung bewahrt werden infolge der großen Schwierigkeiten, die einer exakten Zählung der Chromosomen bei den Pilzen entgegenstehen. Außerdem wurden nur in einigen wenigen Fällen doppelte Kernverschmelzungen gefunden, und bei den Musterbeispielen *Pyronema* und den *Erysiphaceae* haben fast alle Autoren andere Ergebnisse erzielt, wie wir noch sehen werden. Bedauerlich ist, daß bisher nur bei monözischen Pilzen doppelte Kernverschmelzungen beobachtet wurden. Bei Diözisten würde das Vererbungsexperiment ohne weiteres die Lösung bringen, die meines Erachtens durch zytologische Untersuchungen kaum erzielt werden dürfte. Es müßte der Versuch gemacht werden, auf experimentellem Wege aus einem monözischen Pilz mit doppelter Kernverschmelzung einen diözischen herzustellen. An diesem könnte dann mit Vererbungsversuchen Klarheit gewonnen werden. Es ist nämlich mit der Möglichkeit zu rechnen — falls sich die doppelten Kernverschmelzungen tatsächlich finden —, daß das, was wir bei den monözischen Pilzen als „Sexualität“ bezeichnet haben, keine solche ist, sondern daß sie bei den monözischen Pilzen erloschen ist, in welchem Falle eine doppelte Kernverschmelzung tatsächlich keinerlei Bedeutung hätte. Diözisten dürften dann aber unter keinen Umständen doppelte Kernverschmelzung aufweisen, da sonst die Geschlechtsvererbung der Pilze anders verlaufen würde als bei den übrigen Organismen.

### Allgemeines über die Sexualvorgänge.

Das Geschlechtsgeschehen läuft bei den Pilzen im allgemeinen in verschiedenen Teilprozessen ab, so in der Zellverschmelzung (Zytagamie, Plasmogamie), der Kernverschmelzung (Karyogamie) und der Reduktionsteilung. Bei manchen Pilzen sind alle drei Teilvergänge zu beobachten, bei manchen nur die beiden letzten. Charakteristisch für alle Fälle einer echten Sexualität ist aber stets die Karyogamie und die Reduktionsteilung, d. h. der Kernphasenwechsel, der Wechsel zwischen einer Haplo- und einer Diplophase. Der Begriff der Haplophase ist eindeutig. Man versteht darunter diejenige Phase des Pilzes, in der die einzelnen Pilzhypenzellen einen oder auch mehrere haploide Kerne enthalten, die im letzten Falle niemals zu Paaren angeordnet sind. Die Haplophase beginnt mit dem Augenblick, in dem die Reduktionsteilung abgelaufen ist, und endet in dem Augenblick, in dem zwei Kerne zu einer Zygote, dem Zygotenkern, verschmelzen. Aus dieser Definition ergibt sich auch die feste Umreißung der Diplophase. Unter ihr verstehen wir die Phase, in der Kerne mit doppelter Chromosomenzahl vorhanden sind. Man bezeichnet die Haplophase auch als  $n$ -Phase und die Diplophase als  $2n$ -Phase (nach der Anzahl der Chromosomensätze, die in den Kernen der betreffenden Phase vorhanden sind). Zu diesen beiden Phasen kommt bei vielen Pilzen, nämlich bei den meisten *Ascomyces* und allen *Basidiomycetes*, noch eine intermediaire Phase, die weder Haplo- noch Diplophase ist. Sie charakterisiert sich dadurch, daß die Kerne der Zellen zu Paaren angeordnet sind und daß die beiden Partner jedes Kernpaars sexuell entgegengesetzt sich verhalten, im typischen Falle männlich und weiblich sind. Diese Phase heißt Dikaryophase oder Paarkernphase. Sie zeichnet sich vor den beiden anderen Phasen also dadurch aus, daß sie in Übereinstimmung mit der Haplophase haploide Kerne besitzt, die aber funktionell sich wie diploide Kerne der Diplophase verhalten. Die Dikaryophase ist morphologisch eine haploide und physiologisch eine diploide Phase. Sie tritt erstmalig bei den *Aspergillaceae* (*Penicillium stipitatum* Emmons) auf, wo sie nur schwach ausgebildet bzw. eben angedeutet ist, erreicht dann

bei den höheren *Ascomycetes* eine etwas größere Ausdehnung und nimmt bei den *Basidiomycetes* schließlich den größten Teil des Entwicklungsganges ein. Sie schaltet sich bei den *Ascomycetes* zwischen die Sexualorgane und den Ascus und bei den *Basidiomycetes* zwischen den Ort der Zytogamie und die Basidie ein. Sie trennt daher räumlich und zeitlich den Sexualablauf in zwei Teile. An ihr Auftreten sind auch die Haken und Schnallen gebunden, die allerdings nicht immer vorhanden zu sein brauchen, aber doch immer, wenn sie vorkommen, an die Dikaryophase gebunden sind. Sind Haken und Schnallen vorhanden, so kommt damit immer zum Ausdruck, daß eine Dikaryophase vorliegt (mit Ausnahme einiger unsicher bekannter Fälle bei *Stereum* und bei *Conio-phora*); fehlen aber Haken oder Schnallen, so ist damit nicht gesagt, daß auch eine Dikaryophase fehle. Sie charakterisiert sich vielmehr durch das Vorkommen von Paarkernen, wobei der eine Partner männlich, der andere weiblich ist, bzw. wenn diese Unterscheidung nicht möglich ist, durch das Vorhandensein zweier in ihrer sexuellen Tendenz entgegengesetzter Kerne, die in diesem Falle als + und als — -Kerne bezeichnet werden. Bei den *Ascomycetes* gehört die Dikaryophase immer dem sekundären, bei den *Basidiomycetes*, je nach der Organisationshöhe ihrer Fruchtkörper, dem sekundären oder tertiären Mycel oder beiden an. Bei den *Ascomycetes* entsteht mit Ausnahme von *Penicillium stipitatum* Emmons und *Chaetomium Kunzeanum* Zopf die Dikaryophase stets auf dem Fruchtkörper, während umgekehrt bei den *Basidiomycetes* die Fruchtkörper stets auf der Dikaryophase entstehen, was mit der räumlichen Ausdehnung der Dikaryophase zusammenhängt. Die Fruchtkörper der *Ascomycetes* gehören der Haplo-, die der *Basidiomycetes* der Dikaryophase an. Bei den *Basidiomycetes* kann es schließlich so weit kommen, daß die Haplophase überhaupt verschwindet und die ganze Entwicklung des Pilzes in der Dikaryophase verläuft und nur die Basidien der Diplophase angehören [*Hypochnus terrestris* (Kniep 1913) und *Nidulariopsis melanocarpa* (Greis 1935)]. Daß die Dikaryophase nicht als Diplophase aufzufassen ist, geht aus den Tatsachen hervor, daß es auf experimentellem Wege (Harder 1927) gelungen ist, bei *Schizophyllum* und *Pholiota* durch Entfernung des einen Kernes der Kernpaare der Dikaryophase eine normale Haplophase herzustellen. Die Dikaryophase ist daher als eine besondere Art der Haplophase aufzufassen (Zyphase), zumal aus Harders Versuchen hervorgeht, daß der Genbestand der künstlichen Haplophase gegenüber der normalen Haplophase nicht verändert ist. Sie ist lediglich im Hinblick auf das Zytoplasma diploid, nicht im Hinblick auf die Kerne. Die Zertrennbarkeit der Dikaryophase ist hinsichtlich der Frage nach der zytoplasmatischen Vererbung von großer Bedeutung.

Die Reduktionsteilung findet bei den Pilzen, soweit heute bekannt ist, bei der Sporenbildung bzw. bei der Zygogenkeimung statt. Dies gilt auch für die *Asco-* und *Basidiomycetes*. Da die Sporenbildung unmittelbar nach der Kernverschmelzung erfolgt, so verläuft die Entwicklung der Pilze in der Haplophase, die Pilze sind Haplobionten, auch dann, wenn eine Dikaryophase vorhanden ist, die ja eine Haplophase hinsichtlich der Kerne ist. Nur bei den *Blastocladiaceae*, *Spermophoraceae* und einigen Hefen gibt es Formen, bei denen eine selbständige Haplo- und Diplophase vorhanden ist, und die daher Haplo-Diplobionten mit antithetischem Generationswechsel sind. Bei *Allomyces* werden aus Dauersporangien unter Reduktionsteilung haploide Zoosporen entlassen, die umherschwimmen, sich später festsetzen und zu haploiden Pflänzchen heranwachsen. Die haploiden Pflänzchen entwickeln kleine und große Sporangien, aus denen kleine bzw. große Zoosporen entlassen werden, die sich aber nicht als vegetative Zoosporen, sondern als geschlechtliche Gameten betragen. Die haploiden Pflänzchen sind daher Gametophyten und die auf ihnen entstehenden Sporangien sind Gametangien, die teils männlich, teils weiblich sind. Je ein männlicher und ein weiblicher Gamet verschmelzen. Auch deren Kerne verschmelzen. Die Zygoten schwärmen umher, werden später sesshaft und bilden sich zu diploiden Pflänzchen um. An den diploiden Pflänzchen, den Sporophyten, entstehen zweierlei Sporangien, nämlich echte Sporangien, aus denen Zoosporen entleert werden, die diploid sind und zu neuen diploiden Sporophyten heranwachsen; daneben entstehen aber noch derbwandige Behälter, aus denen unter Reduktionsteilung haploide Zoosporen hervorgehen. Diese Behälter sind die oben erwähnten Dauersporen. Bei *Allomyces javanicus* Kniep wechselt also eine haploide mit einer diploiden Generation, ein Gameto- mit einem Sporophyten ab, es liegt antithetischer

Generationswechsel vor. Neben Haplo- und Haplo-Diplobionten kommen bei den Pilzen vereinzelt auch reine Dikaryobionten vor, so *Hypochnus terrestris* Kniep und *Nidulariopsis melanocarpa* Greis. Hier verläuft die ganze Entwicklung in der Dikaryophase und die Haplophase besteht nur von dem Augenblick der vollendeten Reduktionsteilung in der Basidie bis zur Sporenenentwicklung. Die Sporen werden sofort nach ihrer Entstehung zweikernig und die aus ihnen entstehenden Keimmycelien sind dikaryotisch, bei *Nidulariopsis* sofort, bei *Hypochnus* einige Zellengenerationen später. Die Haplophase tritt daher überhaupt nicht mehr in Erscheinung.

Hand in Hand mit dem Kernphasenwechsel geht bei den Parasiten vielfach ein physiologischer Generationswechsel, indem der Haplont auf einem anderen Wirt vorkommt als der Dikaryont (nicht Diplont, wie vielfach bezeichnet!). So finden wir den aus den Basidiosporen (Sporidien) hervorgehenden Haplonten von *Puccinia graminis* Pers. auf der Berberitze. Bei der Aecidiosporenbildung entsteht der Dikaryont. Die den Aecidiosporen hervorgehenden Dikaryonten keimen nur auf Getreide und der Dikaryont ist dementsprechend auch auf Getreide beschränkt. Von einem antithetischen Generationswechsel kann hier natürlich nicht die Rede sein, da der Dikaryont nicht frei, sondern auf dem Haplonten entsteht; auch ist der Dikaryont weder zur Haplo- noch zur Diplophase zu rechnen (bei *Allomyces* stehen sich echte Haplonten und Diplonten gegenüber). In ernährungsphysiologischer Hinsicht besteht jedoch ein ausgeprägter Generationswechsel zwischen Haplo- und Dikaryonten. Solche Parasiten werden vielfach als heterözische Pilze bezeichnet, anderseits werden auch diözische Pilze als heterözische bezeichnet. Es wäre daher zweckmäßig, diözische Pilze nur als „diözische“ zu benennen. Parasiten, deren sämtliche Kernphasen auf ein und demselben Wirt vorkommen, nennt man autöatisch.

Je nach der Gestalt der zur Zygote verschmelzenden Geschlechtszellen und -organe spricht man von Gametogamie, Gametangiogamie und Somatogamie. Bei der Gametogamie verschmelzen bewegliche Zellen, Gameten; bei der Gametangiogamie verschmelzen ganze Gametangien und bei der Somatogamie somatische Zellen, bei den höheren Pilzen Hyphen. Sind die beiden verschmelzenden Partner morphologisch gleichgestaltet, so spricht man von Isogamie, sind sie verschieden gestaltet, von Anisogamie. Bei allen drei Formen der Gamie kann Iso- oder Anisogamie vorkommen. Fällt überhaupt jeder Sexualvorgang, insbesondere die Kernverschmelzung, weg, so liegt parthenogenetische Entwicklung des betreffenden Pilzes vor, wenn die ganze Entwicklung in der Haplophase verläuft, und Apogamie, wenn die ganze Entwicklung in der Diplophase verläuft. So präzisiert diese beiden Ausdrücke sind, so läßt sich doch in der Regel nur die parthenogenetische Entwicklung feststellen, da dann der eine der Kernpartner in der jungen Zygote zugrunde geht, was in vielen Fällen leicht festzustellen ist. Ist aber von vornherein nur ein Kern vorhanden, wie es bei der Apogamie der Fall ist, so ist eine Entscheidung darüber, ob haploide oder diploide Entwicklung vorliegt, meist nicht zu treffen. Da die Reduktionsteilung in beiden Fällen fehlt, so ist sie zur Herbeiführung einer Entscheidung nicht brauchbar.

Für die Gameto-, Gametangi- und Somatogamie ist charakteristisch, daß irgendwie gestaltete Geschlechtszellen miteinander verschmelzen. Bei der Parthenogenese fehlt die Kernverschmelzung, während die Zellverschmelzung (Zytogamie) vorhanden sein kann. Daneben gibt es noch eine Form, die Autogamie, bei der zwar eine Kern-, aber keine Zellverschmelzung stattfindet. Hier verschmelzen zwei Kerne ein und derselben Zelle zum Zygotenkern. Ferner kann es vorkommen, daß zwar zwei verschiedene Zellen miteinander verschmelzen, daß aber die beiden Zellen nicht einem männlichen und einem weiblichen Geschlecht angehören, sondern z. B. dem weiblichen allein. So kommt es bei manchen *Ascomycetes* vor, daß zwei anliegende Zellen des weiblichen Organs, des Ascogons (Archikarps), verschmelzen, daß sich also die beiden Zellen des weiblichen Organs teils als männlich und teils als weiblich betragen. In diesem Falle haben wir es mit Parthenogamie zu tun.

Stammen weiterhin die verschmelzenden Zellen von ein und demselben Individuum ab, so spricht man von Monözie, stammen sie aber von verschiedenen Individuen ab, von Diözie. Dies trifft wenigstens für den Normalfall zu. Daneben kann es aber vor-

kommen, daß Hyphen eines Pilzes miteinander verschmelzen, die aus einer einzigen Spore hervorgegangen sind, daß aber trotzdem nicht immer Monözie vorzuliegen braucht. Es können nämlich die beiden Kerne genotypisch bedingt verschiedengeschlechtige Kerne sein, obwohl sie auf ein und demselben Individuum vorhanden sind. In diesem Falle liegt ein sogenannter Miktohaplont vor, wenn es sich, wie bei den Pilzen, um Haplonten handelt. Statt der Ausdrücke Monözie und Diözie findet man auch die Ausdrücke Homothallie und Heterothallie, wobei ersterer mit dem Begriff Monözie, letzterer mit dem Begriff Diözie zusammenfällt. Homothallisch ist ein Pilz dann, wenn aus einer Spore ein Mycel hervorgeht, das beiderlei Geschlechtsorgane, männliche und weibliche erzeugt, heterothallisch, wenn das aus einer Spore hervorgegangene Mycel entweder nur männliche oder nur weibliche Organe hervorbringt, wobei zunächst nichts über die Bedingtheit der Geschlechtertrennung ausgesagt ist. Die beiden Geschlechter, + und —, bzw. männlich und weiblich, können entweder durch die Reduktionsteilung festgelegt werden, wobei man von genotypischer Geschlechtertrennung oder Geschlechtsbestimmung spricht, oder sie werden erst im Verlaufe der Entwicklung des Pilzes (ausserhalb der Reduktionsteilung) fixiert, in welchem Falle man von phänotypischer Geschlechtsbestimmung spricht.

Während bei Diözie (Heterothallie) stets genotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt, kann bei Monözie (Homothallie) phäno- oder genotypische Geschlechtsbestimmung stattgefunden haben, wie die Miktohaplonten zeigen. Bei diesen wird nämlich durch die Reduktionsteilung das Geschlecht der Kerne ein für allemal festgelegt, und zwar irreversibel. Allerdings bleiben die männlichen und weiblichen Kerne in einer Spore vereint. Die Zellen, die in solchen Fällen meist mehrkernig sind, besitzen demnach männliche und weibliche Kerne, sie sind heterokaryotisch. Die beiden Kerntypen sind zunächst völlig inaktiv, so daß auch keine Paarung unter ihnen stattfindet. Erst im Verlaufe der weiteren Entwicklung werden sie aktiviert, und sie treten dann zu Paaren zusammen. Meist geht der Paarung eine räumliche Trennung auf verschiedene Zellen oder sogar Hyphen voraus. In manchen Fällen kommt es aber trotz des Vorhandenseins von männlichen und weiblichen Kernen in einem Mycel, also bei Miktohaplonten, nicht zur Kernverschmelzung, ja nicht einmal zur Zellverschmelzung, weil ein oder mehrere Sterilitätsfaktoren, die die männlichen und weiblichen Kerne gemeinsam haben, jede geschlechtliche Reaktion verhindern. Bringt man dann mit solchen selbststerilen Mycellen mit heterokaryotischen Zellen andere, ohne Sterilitätsfaktoren, in Kombination, so tritt kreuzweise Befruchtung ein. Derartige miktohaplontische Mycellen können den „neutralen“ Mycellen bei *Phycomyces* ähnlich sein, müssen es aber nicht. Die neutralen Mycellen sind ebenfalls heterokaryotisch, wie die miktohaplontischen Mycellen. Burgeff ist der Ansicht, daß die Kerne, obwohl sie sexuell verschieden sind, deswegen nicht kopulieren können, weil sie zu nahe beisammenliegen und sich irgendwie ungünstig beeinflussen. Ob nun hier Sterilitätsfaktoren wie bei manchen Miktohaplonten vorhanden sind oder nicht, ist unbekannt. Es wäre auch möglich, daß manche sterile Miktohaplonten nicht deswegen solche sind, weil sie Sterilitätsfaktoren besitzen, sondern weil die zusammenliegenden Kerne sich ähnlich ungünstig beeinflussen wie bei *Phycomyces*. Freilich gibt es Miktohaplonten, bei denen die Erbanalysen für das Vorhandensein von Sterilitätsfaktoren sprechen, die also genotypisch selbststeril sind.

Als Miktohaplonten müssen wir einen Pilz bezeichnen, dessen Zellen heterokaryotisch sind, also männliche und weibliche Kerne enthalten. Es ist dabei gleichgültig, ob auf solchen Miktohaplonten Fruchtkörperbildung eintritt oder nicht, ob die sexuelle Affinität durch den gemeinsamen Aufenthalt in ein und demselben Mycel, bzw. in ein und derselben Zelle ungünstig beeinflußt wird, so daß eine Kopulation der Kerne nicht mehr möglich ist, oder ob eine solche ungünstige Beeinflussung nicht stattfindet und eine Fruchtkörperbildung stattfinden kann. Im ersten Falle tritt uns ein Miktohaplont als steriles, oder ein „neutrales“ Mycel entgegen, im letzten Falle als ein Scheinmonözist, der aber in Wirklichkeit ein Diözist ist, da die Kerne verschiedenen, genotypisch bedingten, Geschlechts sind. Als ein „neutrales“ Mycel muß uns ein Miktohaplont auch dann erscheinen, wenn eine ungünstige Beeinflussung der Kerne, die in einer Zelle gemeinsam zusammenliegen (wie Burgeff es für *Phycomyces* annimmt), nicht eintritt, aber die männlichen und weiblichen Kerne durch gemeinsame Sterilitätsfaktoren an einer Kopu-

lation gehindert werden, wenn also die „ungünstige Beeinflussung“ nicht ernährungsphysiologisch, sondern genotypisch durch besondere Faktoren bedingt ist. Ein physiologisch neutrales Mycel ist z. B. das von Burgeff künstlich hergestellte heterokaryotische *Phycomyces*-Mycel. Ein fertiler Miktohaplont, also ein fertiles heterokaryotisches Mycel begegnet uns bei bestimmten Stämmen von *Neurospora tetrasperma* Dodge (s. später) und ein genotypisch selbststeriler Miktohaplont ist *Humaria granulata* Quel.

Man hat schon wiederholte Male versucht, die Sexualvorgänge in ein Schema zu pressen. Je nach dem Einteilungsprinzip lassen sich verschiedene Schemata aufstellen. Legt man die Gestalt der verschmelzenden Partner zugrunde, so kann man, wie oben schon angeführt, unterscheiden zwischen Gametogamie, Gametangiogamie und Somatogamie. Nun ist es aber nicht so, daß damit die möglichen Fälle erschöpft wären. Es brauchen nicht immer zwei Gameten oder zwei Gametangien oder zwei somatische Zellen bzw. Hyphen miteinander zu verschmelzen (kopulieren), sondern es treten auch Überschneidungen ein. So läßt sich bei *Saprolegnia* eine Gameto-Gametangiogamie feststellen, indem ein Gamet mit einem Gametangium, in dem vorliegenden Falle ein weiblicher Gamet (ein Ei) mit einem Gametangium, hier Antheridium genannt, kopuliert. Während also im weiblichen Geschlecht noch Gameten ausgebildet werden, die die Gestalt von Eiern haben, unterbleibt im männlichen Geschlecht die Ausbildung von Gameten, und das Gametangium kopuliert unmittelbar mit einer Eizelle. Daneben kann aber auch eine Befruchtung zwischen einem weiblichen Gametangium und einer somatischen Zelle eintreten, wie dies z. B. bei *Bombardia lunata* Zickl. der Fall ist, wo die Trichogyne des Ascogons mit Konidien, die in flaschenförmigen Behältern entstehen, oder mit den noch unentwickelten Konidienbehältern, also mit Hyphen, in Kopulation tritt. Es ist allerdings nicht angängig, die Konidien bei *Bombardia* als Spermatien zu bezeichnen, wie wir noch sehen werden. Das gleiche Verhalten, daß Ascogene mit Konidien kopulieren, finden wir bei *Ascobolus carbonarius* Karst.

Legt man nicht die Gestalt der verschmelzenden Geschlechtszellen, sondern, wie es häufig geschieht, Größenverhältnisse der beiden kopulierenden Zellen zugrunde, so kann man zwischen Isogamie und Anisogamie unterscheiden, je nachdem die beiden Partner, die verschmelzen, gleich groß oder ungleich groß sind. Sowohl bei der Gameto- wie Gametangi- und Somatogamie kann man zwischen Iso- und Anisogamie unterscheiden. Sind weiterhin die beiden Gameten beweglich, so spricht man auch von Planogameten, sind sie unbeweglich, von Aplaneten. Haben die Gameten eine besondere Gestalt, so unterscheidet man zwischen Spermatien und Eiern und nennt den Geschlechtsakt eine Oogamie, die betreffenden Pilze bezeichnet man als *Oomycetes* (z. B. *Blastocladiaceae*). Das Ei kann aber von einem beweglichen männlichen Gameten (Spermium) oder von einem unbeweglichen Gameten oder von einem Gametangium befruchtet werden. Die Oogamie ist daher in vielen Fällen nur ein Spezialfall der Gametangiogamie. In diesem weiteren Sinne kommt die Gametangiogamie bei den meisten *Phycomyces* und bei allen *Ascomycetes* vor, während die Somatogamie bei allen *Basidiomycetes* und bei einigen *Ascomycetes* verbreitet ist (*Tuber*, *Morchella*, *Sordaria Brefeldii* u. a.). Alle diese Unterscheidungsmerkmale beziehen sich auf die Zellverschmelzung, die Zytogamie. Das Wesentliche stellen sie aber nicht dar. Die Zytogamie kann völlig fehlen und trotzdem ein echter Sexualakt vorhanden sein. Das Wesentliche des Geschlechtsaktes ist allein die Verschmelzung von zwei verschiedengeschlechtigen Zellkernen, also die Karyogamie, und im Anschlusse daran die Reduktionsteilung.

Bei der Zellverschmelzung kann man weiterhin noch eine Unterteilung vornehmen, je nachdem ganze Individuen oder nur bestimmte Zellen, eben die Geschlechtszellen, verschmelzen. Im ersten Falle spricht man von Hologamie, im letzten von Merogamie.

Berücksichtigt man die Verwandtschaftsverhältnisse der kopulierenden Partner, so kommt man wieder zu einer anderen Einteilung. Man unterscheidet dann die Xeno-gamie (Amphimixis), wenn die beiden Kopulationspartner in keinerlei Verwandtschaft stehen, von der Autogamie im weiteren Sinne (Automixis), wenn die Kopulationszellen miteinander verwandt sind. Spielen sich die Kopulationen zwischen echten

Geschlechtsorganen ab, so handelt es sich um Eugamie; kopulieren zwei vegetative Organe, so handelt es sich um Pseudogamie (Pseudomixis). Alle jene Fälle, bei denen jeder Sexualakt fehlt, faßt man als Apomixis zusammen. Auch bei dieser Einteilung unterscheiden sich die Schemata der einzelnen Autoren hinsichtlich der weiteren Unterteilung vielfach wesentlich. So kommt Gämämann (1927) unter Anlehnung an Hartmann zu folgender Einteilung:

- I. Amphimixis: Kopulation nicht verwandter Geschlechtszellen.
  - A. Merogamie: Es verschmelzen Gameten (*Synchytrium*),
  - B. Gametangiogamie (Gametangie): Es verschmelzen Gametangien (*Phytophthora*),
  - C. Hologamie: Spezielle Gametangiogamie bei holokarpischen Formen (*Polyphagus*).
- II. Automixis: Es verschmelzen verwandte Geschlechtszellen oder -kerne.
  - A. Parthenogamie: Es verschmelzen zwei Zellen des weiblichen Geschlechtsorgans (*Asco-bolus citrinus*),
  - B. Autogamie: Es kopulieren die Kerne innerhalb einer Zelle (*Humaria granulata*).
- III. Pseudomixis: Es verschmelzen vegetative Zellen.
  - A. Pseudogamie: Die kopulierenden Zellen sind nicht verwandt (*Corticium serum*),
  - B. Paedogamie: Jugendliche und erwachsene Zellen verschmelzen (*Hefen*),
  - C. Adelphogamie: Verschmelzung einer Mutter- mit ihrer Tochterzelle (*Zygosaccharomyces Chevalieri*).
- IV. Apomixis: Vegetative Entwicklung von Geschlechtszellen ohne Kopulation.
  - A. Parthenogenese: Apomiktische Entwicklung von haploiden Geschlechtszellen,
  - B. Apogamie: Apomiktische Entwicklung von diploiden Geschlechtszellen.

Kniep (1928) nimmt unter demselben Gesichtspunkt folgende Einteilung vor:

1. Autogamie (im weitesten Sinne, etwa gleichbedeutend mit Hartmanns Automixis): Obligatorische Kopulation von Abkömmlingen eines Individuums.
  - a) Zytogame Autogamie: Es kopulieren Zellen des gleichen Individuums (Gameten, Gametangien oder vegetative Zellen, die entweder isomorph oder anisomorph sind). Beispiele: *Sporodina* (isomorphe Gametangien), *Saccharomyces ludwigii* (isomorphe Sporen), *Basidiobolus*, *Pyronema* (anisomorphe Gametangien), *Phragmidium violaceum* (anisomorphe vegetative Zellen).
 

Wenn die Kopulationszellen Schwesternzellen sind, so spricht man von Adelphogamie (kommt vor bei *Schizosaccharomyces octosporus*).
  - b) Azytogame Autogamie (= Autogamie im Sinne Hartmanns): Es kommt nicht zur Zellverschmelzung, sondern nur zur Kopulation von Kernen, die aus einer Zelle stammen. Bei *Humaria granulata*, die hierher gehört, kommt es in dieser Zelle nur zur Kernpaarung (Karyozensis); die Karyogamie ist örtlich getrennt.
 

Zytogamie wie azytogame Autogamie können in Form der Parthenogamie auftreten, wenn die kopulierenden Zellen weibliche Gameten oder Gametangien sind. Die Parthenogamie ist jedoch nicht notwendigerweise autogam!
2. Xenogamie (entspricht etwa Hartmanns Amphimixis, teilweise der Exogamie Prells 1921): Die Kopulanten röhren von verschiedenen Individuen her. Naturgemäß scheidet hier die Azytogamie aus. Die Xenogamie kann sich ebenfalls in der Form isogamer oder anisogamer Gametogamie, Gametangiogamie und Somatogamie abspielen. Wenn die Kopulanten ganze Individuen sind, spricht man, wie schon mehrfach erwähnt, von Hologamie.

Die Unterteilung der Sexualabläufe nach dem Verwandtschaftsgrad hat auf den ersten Blick etwas Bestechendes. Beim näheren Zusehen stellen sich jedoch große Mängel heraus, wie auch Kniep richtig betont hat. Nicht nur, daß zwischen obligater Autogamie und Xenogamie alle nur erdenklichen Übergänge vorkommen, sondern die Einteilung berücksichtigt auch nicht den wesentlichsten Unterschied in der sexuellen Fortpflanzung überhaupt, nämlich den der Monözie und Diözie. Wenn auch der Begriff der Xenogamie und Amphimixis mit dem der Diözie zusammenfällt, so tritt uns dagegen bei der Automixis und Autogamie im weiteren Sinne bereits die Tatsache entgegen, daß die Begriffe eine Verwandtschaft der verschmelzenden Partner fordern, daß aber nicht alle autogamen Vorgänge sich zwischen verwandten Zellen abspielen. Es sei nur an die Miktohaplonten erinnert, die nach außen hin zwar als autogame Monözisten erscheinen, in Wirklichkeit aber „autogame“ Diözisten sind. Für die Miktohaplonten hat dieses Einteilungsprinzip nach der Verwandtschaft also keinen Platz. Eine autogame Diözie ist eben undenkbar.

Außer den genannten Fällen von Geschlechtlichkeit gibt es noch eigentümliche Fälle, die nicht mehr als Geschlechtsvorgänge bezeichnet werden können, wenn sie auf den ersten Blick auch als solche erscheinen. So kommt es bei einigen Pilzen, so *Endomyces Lindneri* Saito, *Endophyllum Semprevivi* (Alb. et Schw.) De Bary u. a., zwar noch zu einer Kernpaarung, aber die Kerne verschmelzen nicht, sondern trennen sich wieder. Ähnliche Erscheinungen finden wir bei *Sordaria uvicola* Rob., wo es innerhalb der Ascogone zur autogamen Kernpaarung kommt, aber einer der beiden Kerne im jungen Ascus zugrunde geht, während sich der andere parthenogenetisch weiterentwickelt. Bei all diesen Formen ist die Sexualität vollkommen erloschen, wenn auch noch Zytogamie vorkommen kann, wie bei den erstgenannten Formen, oder schließlich selbst diese fehlt, wie bei *Sordaria uvicola* Rob.

In der Regel finden wir bei Diözisten unter den Pilzen zwei Geschlechter vor, ein + und ein —-Geschlecht, oder wenn die beiden voneinander unterschieden werden können, ein männliches und ein weibliches Geschlecht. Daneben sind aber bei den Pilzen Fälle bekannt geworden, die sich nicht dieser Zweiteilung fügen, Fälle, die unter den Namen „multipolare Sexualität“, „pluripolare Sexualität“, „relative Sexualität“ und „geographische Rassen“ bekannt sind. Unter multipolarer Sexualität verstehen wir die Erscheinung, daß bei manchen *Hymenomycetes* und Brandpilzen statt der erwarteten zwei Geschlechtsgruppen von Mycelien deren vier (oder noch mehr) auftreten, und man spricht hier von Tetrapolarität zum Unterschiede von der Bipolarität, bei der nur zwei Geschlechtergruppen vorhanden sind. Werden z. B. die vier Sporen einer Basidie eines tetrapolaren Pilzes isoliert und die daraus gewonnenen Mycelien untereinander in allen Möglichkeiten kombiniert, so zeigt sich, daß die Mycele A und B nicht mit Mycel C und D kopulieren können, sondern A nur mit C und B nur mit D, nicht aber auch A mit D und B mit C, wie zu erwarten wäre, wenn zwei Geschlechter sich gegenüberstünden. Unter „geographischen Rassen“ versteht man folgende Erscheinung: Man untersucht z. B. die vier Sporen eines Hutpilzes eines Standortes A auf ihre geschlechtliche Reaktion und findet, daß das Mycel aus der Spore 1 mit den Mycelien der Sporen 3 und 4 kopulieren kann, ebenso das Mycel aus Spore 2 mit denen aus Spore 3 und 4. Bei einer Basidie eines Fruchtkörpers des gleichen Pilzes vom Standort B finden wir das genau gleiche Verhalten. Die Sexualität des Pilzes ist daher eine bipolare mit zwei Geschlechtern. Kombiniert man nun aber das Mycel aus der Spore 1 vom Standort A mit den vier Mycelien aus dem Standort B, so kann es überraschenderweise vorkommen (wie z. B. bei *Schizophyllum commune* Fr.), daß das erstere mit allen vier Mycelien von B kopulieren kann. Zu erwarten war aber, daß es nur mit zwei Mycelien vom Standort B hätte kopulieren können. Die Geschlechter des Standortes A sind also nicht identisch mit denen des Standortes B und man bezeichnet derartige Mycelien als „geographische Rassen“. Es kann sogar soweit gehen, daß nicht einmal die Geschlechter zweier Fruchtkörper ein und desselben Standortes untereinander übereinstimmen. Die Erscheinung beruht auf Abänderungen im Geschlechtsfaktorensystem, in den *kopulationsbedingenden Faktoren Knieps*, in den *Realisatoren Correns*. Wir werden später noch eingehender darauf zurückkommen.

Relative Sexualität liegt dann vor, wenn nicht nur die beiden konträren Geschlechter „männlich“ und „weiblich“ bzw. + und — miteinander geschlechtlich reagieren können, sondern wenn es hinsichtlich der Sexualreaktionen Zwischenstufen gibt, die in den Kombinationen als schwache und starke Männchen und Weibchen bzw. als schwache und starke +- und —-Mycelien erscheinen. In solchen Fällen kommt es dann vor, daß außer den normalen Reaktionen zwischen Männchen und Weibchen bzw. zwischen +- und —-Mycelien auch zwei Männchen, zwei Weibchen, zwei +- oder zwei —-Mycelien miteinander fertile Verbindungen ergeben können. Hartmann (1925) hat bei den Algen diese Erscheinung zum ersten Male beobachtet (*Ectocarpus siliculosus*); später hat Jollos (1926) das gleiche für *Dasygladus clavaformis* festgestellt. Zunächst fand Hartmann (1925), daß die Reaktionen zwischen Männchen und Weibchen verschieden lebhaft ablaufen können. Männliche Gameten einer Pflanze können mit den weiblichen sehr lebhaft reagieren, mit den weiblichen Gameten einer anderen Pflanze dagegen träge. Es gibt daher verschiedene stark reagierende Weibchen. Je nach der Stärke der Reaktion nennt sie Hartmann „starke“ oder „schwache“ Weibchen. Daneben gibt

es auch starke und schwache Männchen. Schwache Gameten können daher mit den Gameten des konträren Geschlechtes und mit starken Gameten des gleichen Geschlechtes kopulieren, wenn auch die Zygotengestaltung vielfach nur in beschränktem Umfang möglich ist. Ähnlich fand Jollos bei *Dasyctadus*, daß zwei + - Gameten oder zwei -- Gameten miteinander reagieren können. Freilich ist hier die Sachlage nicht so klar, da offensichtlich bei *Dasyctadus* auch Gameten des gleichen Individuums miteinander kopulieren können, so daß also monözische Verhältnisse vorliegen könnten. Hartmann bezeichnet die Fälle, bei denen verschiedene starke und schwache Männchen und Weibchen vorkommen, als Fälle „relativer Sexualität“.

Bei den Pilzen beobachtete Blakeslee (1904) bereits, daß zwischen den einzelnen Kreuzungen verschiedene starke sexuelle Affinitäten vorkommen. Letzten Endes ist auch die „multipolare“ und „pluripolare“ Sexualität nichts anderes als eine relative Sexualität. Wenn wir beobachten, daß die +-Mycelien des Fruchtkörpers A nicht nur mit den --Mycelien des Fruchtkörpers B kopulieren können, sondern auch mit dessen +-Mycelien, so muß offenbar zwischen den +-Mycelien vom Fruchtkörper A und den +-Mycelien vom Fruchtkörper B ein Unterschied in der sexuellen Tendenz bestehen. Es muß daher in ähnlicher Weise wie bei *Ectocarpus* +-Gameten geben, die sich von anderen +-Gameten hinsichtlich der Stärke ihrer sexuellen Tendenz unterscheiden, also +-Gameten mit verschiedener geschlechtlicher Valenz, was aber nichts anderes als eine relative Geschlechtstendenz ist. Das gleiche gilt auch für die Durchbrechungskopulationen (illegitime Kopulationen) bei manchen *Hymenomycetes*. Hierunter fallen auch die eigentümlichen Erscheinungen, die auch bei den Brandpilzen feststellte (Suchfaden- und Wirrfaden-Kopulationen). Da sämtliche Pilze, die Fälle relativer Sexualität aufzeigten, nur als +- und als --Geschlechter erkennbar sind, so tritt das Vorhandensein verschieden starker und schwacher Männchen und Weibchen nicht so scharf zu Tage. Greis (1941) konnte experimentell bei *Sordaria fimicola* Rob. durch Röntgenstrahleneinwirkung verschiedene sexuelle Valenzstufen herstellen und zeigen, daß neben normalen Männchen und Weibchen alle Zwischenstufen vorkommen, so starke Weibchen, schwache Weibchen, starke und schwache Männchen, die an dem Vorhandensein oder Fehlen der Ascogone als solche leicht zu erkennen sind.

Neben den primären Geschlechtsmerkmalen wurde bei den Pilzen auch das Vorkommen von sekundären Geschlechtsmerkmalen wahrscheinlich gemacht. So treten bei *Pericystis Apis* Maassen (Claußen 1921) sekundäre Verschiedenheiten in den männlichen und weiblichen Mycelien zu Tage, die jeweils fest an das betreffende Geschlecht gebunden sind. So ist der Verzweigungsmodus des weiblichen Mycels ein anderer als der des männlichen. Das männliche Geschlecht entwickelt stärkeres Luftmycel als das weibliche, die Farbe des männlichen Mycels ist mehr gelblich, während das weibliche Mycel weiß ist, u. a. mehr. Bei *Solenia anomala* (Pers.) Fr. (Greis 1938) wächst das männliche Mycel langsamer als das weibliche. Während das weibliche Mycel in Einsporlkulturen ohne weiteres wachstumsfähig ist, lebt das männliche Mycel in Einsporlkulturen nur kurze Zeit und geht bald zugrunde, wenn nicht ein weibliches Mycel zugegeben wird. Bei *Sordaria fimicola* Rob. (Greis 1941) kommen diözische Stämme vor (künstlich hergestellt), die sich in den beiden Geschlechtern durch bestimmte Merkmale auszeichnen. So ist ein bestimmtes Männchen weiß und struppig, ein bestimmtes Weibchen glatt und schwarzbraun. Bei Kombinationen kommen immer wieder Mycelien heraus, die stets weiße Männchen und schwarzbraune Weibchen sind, die Farbgene sind absolut an die Geschlechtsgene gekoppelt, während die Strukturgene „Struppig“ und „Weiß“ ausgetauscht werden können. Die absolut gekoppelten Farbfaktoren erscheinen uns aber als sekundäre Geschlechtsmerkmale.

Auf die Grundlagen der Geschlechter, die Realisatoren, den AG-Komplex und die Sexualstoffe werden wir zurückkommen, wenn wir die einzelnen Formen der Sexualität der Pilze kennengelernt haben. Im folgenden seien die wichtigsten Typen der Sexualität bei den einzelnen Ordnungen dargestellt, wobei besondere Berücksichtigung die Rückbildungerscheinungen der Sexualabläufe erfahren werden, um zu zeigen, wie die Sexualität der Pilze kein starres Geschehen ist, sondern in jeder Beziehung schwankend (perittogam) geworden ist. Wir werden alle Übergänge zwischen echter Befruchtung zwischen zwei typischen Sexualzellen und völliger Asexualität kennenlernen. Diese

Rückbildung ist nicht etwa auf größere Gruppen, wie Reihen, beschränkt, sondern wir finden sie vielfach innerhalb einer Gattung, ja bei mehreren gut analysierten Fällen innerhalb einer einzigen Art. Dies gilt für den ersten Teil des Sexualablaufes, die Zytogamie. Starr dagegen ist in allen Fällen der zweite und wesentlichste Teil, die Karyogamie. Nur in einigen Fällen findet völlig asexuelle Entwicklung statt.

## Die Archimycetes.

Die *Archimycetes* zeichnen sich vor den übrigen Pilzen durch ihre primitive Organisation aus. Sie sind nackte oder amöboide Organismen, deren Vegetationskörper bei der Fruchtbildung völlig in dieser aufgeht; sie sind also holokarpisch. Sie stehen möglicherweise den *Flagellatae* und den *Myxomycetes* viel näher als den *Eumycetes*. Die geschlechtliche Fortpflanzung verläuft im Rahmen der Gametogamie, indem bewegliche Gameten, Iso- oder Anisogameten miteinander kopulieren (Planeten).

Mit am besten bekannt ist die Fortpflanzung bei einem Vertreter der *Olpidiaceae*, bei *Olpidium Viciae* Kus. (Fig. 56). Der Pilz schmarotzt auf *Vicia unijuga* A. Br. Die vegetative Phase des Pilzes wird durch eingeißelige Zoosporen gebildet. Wenn sie in eine Epidermiszelle der Wirtspflanze eindringen, entledigen sie sich ihrer Geißel und umgeben sich mit einer Membran. Während sie noch frei umherschwimmen, können sie kurze Ruheperioden durchmachen, während welcher sie amöboid über das Substrat kriechen. Unter der Aufsatzstelle der behäuteten und zur Ruhe gekommenen Zoosporen wird die Membran der Epidermiszellen durchbohrt (wahrscheinlich mittels Enzyme) und der Inhalt ergießt sich in die Wirtszelle. (Fig. 31A). Der nackte Protoplast lagert sich meist dem Zellkern der Wirtszelle an und ist vielfach amöboid. Der Kern des nackten Protoplasten teilt sich wiederholte Male; der Protoplast umgibt sich dann mit einer Membran und wird zu einem Sporangium. Dieses durchbohrt mit einem schnabelartigen Fortsatz die Wand der Wirtszelle und entläßt Zoosporen. Diese infizieren nun entweder in der beschriebenen Weise neue Wirtszellen, verhalten sich also als Zoosporen, oder sie verhalten sich als Gameten, und es verschmelzen in letzterem Falle je zwei miteinander zu einer Zygote. Ob aus einem Sporangium Gameten oder Zoosporen entlassen werden, scheint von der Ernährungsweise der in Bildung begriffenen Schwärmer abzuhängen. Es zeigt sich nämlich, daß bei reichlichem Vorhandensein von Wasser die ausschwärzenden Schwärmer sich meist als Zoosporen benehmen, dagegen die aus überreifen Sporangien entlassenen Schwärmer Gameten sind. In diesem Falle schwärzten sie kurze Zeit umher und zeigen mitunter amöboide Zustände. Im amöboiden Zustand scheinen sie auch zu je zweien zu kopulieren. Die Zygote ist zweigeißelig und schwimmt umher. Schließlich setzt sie sich auf einer Wirtszelle fest, umgibt sich mit einer Membran und enzystiert sich. Nach einiger Zeit treibt die Zyste einen Keimschlauch, der sich in die Wirtszelle einbohrt. Der Inhalt der Zyste ergießt sich in die Wirtszelle, der nackte Protoplast begibt sich in die Nähe des Zellkerns und wächst heran. Schließlich umgibt er sich mit einer Membran, die zwei Schichten erkennen läßt, und wird damit zur „Dauerspore“. Während der Protoplast heranwächst, nehmen auch die beiden Kerne an Größe zu. Die Dauerzelle überwintert und keimt im nächsten Frühjahr. Vor der Keimung verschmelzen die beiden Kerne. Bald darauf schickt sich der Zygotenkern zur ersten Teilung an, die wahrscheinlich eine Reduktionsteilung ist. In kurzer Zeit entstehen zahlreiche Kerne und die Dauerzelle wandelt sich in ein Sporangium um, aus dem Zoosporen entlassen werden. Die aus einem Entleerungshals entweichenden Zoosporen sind eingeißelig. Die Schwärmer können entweder vegetative Zoosporen sein oder sich wie Gameten verhalten und zu Zygoten verschmelzen. Die vegetative Periode ist daher haploid, die Dauerspore diploid. Der Pilz ist ein Haplont. Ein antithetischer Generationswechsel ist nicht vorhanden. Die verschmelzenden Gameten sind von gleicher Größe, es liegt also Isogamie vor. Da ferner Kusano (1912) beobachtet hat, daß Gameten aus einem Sporangium miteinander kopulieren können und alle Schwärmer aus einem einzigen Kern abstammen, so ist der Pilz monözisch und die Geschlechtsbestimmung ist phänotypisch. Bei *Olpidium radicale* (Schwartz and Cook 1928) liegt offensichtlich Anisogamie vor. Der männliche Gamet ergießt seinen Inhalt durch

einen schnabelartigen Fortsatz in den größeren weiblichen Gameten. In der Zygote findet die Karyogamie und wahrscheinlich auch die Reduktionsteilung statt.

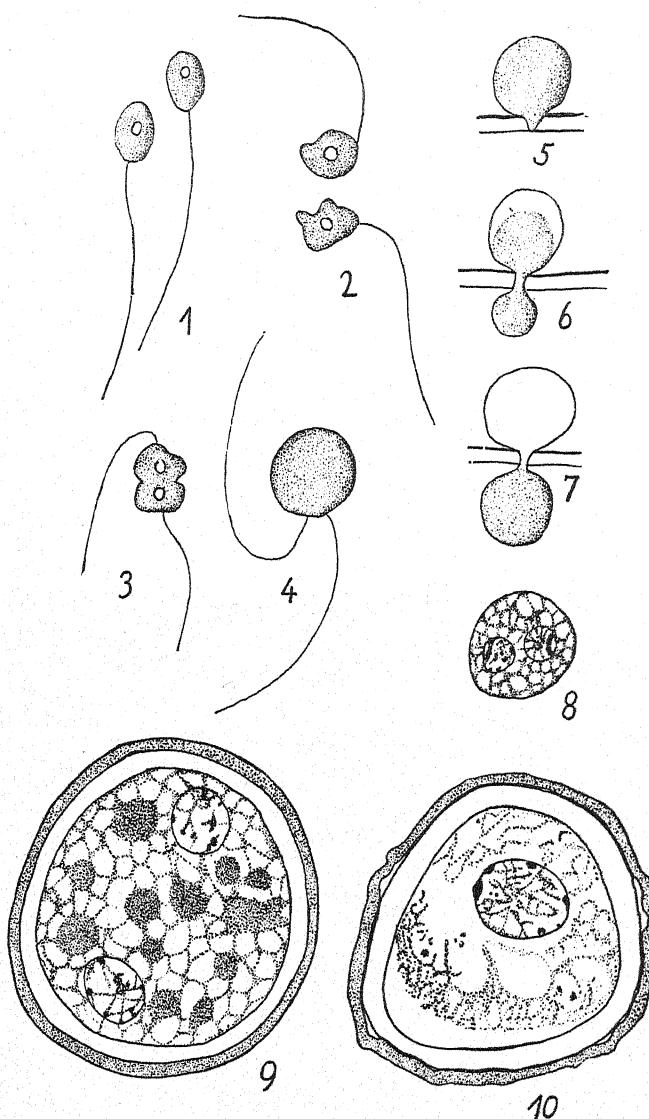


Fig. 56. *Olpidium Viciae* Kus. 1 Zoospore, 2-4 Gametenkopulation, 5-7 Eindringen der Zygote in die Wirtszelle, 8-10 Entwicklung der Zygote zur Dauerspore, in 10 sind die beiden Kerne verschmolzen.  
(Nach Kusano.)

Einen ähnlichen Entwicklungsgang hat Fisch (1884) bei einer anderen *Olpidiacee*, bei *Reessia amoeboides* Fisch, beschrieben. Diese Art stimmt in ihrem Entwicklungsgang so weit mit *Olpidium Viciae* überein, daß es fraglich erscheint, ob beide Arten nicht miteinander identisch sind. Auch hier werden Zoosporen in Sporangien ausgebildet, es ver-

schmelzen zwei Isogameten miteinander und die Zygoten bilden sich zu Dauerzellen um. Sowohl die aus den Dauerzellen als auch die aus den Zoosporangien entleerten Schwärmer können sich vegetativ vermehren und wieder Sporangien erzeugen, oder sie können sich als Gameten verhalten. Die Differenzierung kann nicht genotypisch bedingt sein, wohl aber ist sie sehr scharf ausgeprägt, was daraus hervorgeht, daß Schwärmer, die als Gameten ausgebildet sind, beim Ausbleiben einer Kopulation zugrunde gehen.

Eine weitere *Olpidiacee*, *Olpidium Brassicae* (Wor.) Dang., dürfte ebenfalls einen ähnlichen Entwicklungsgang wie die genannten Arten besitzen. Dieser Pilz verursacht das Umfallen von Kohlkeimlingen. Die jungen Protoplasten in den Wirtszellen sind nackt und einkernig. Sie machen eine Reihe von Kernteilungen durch und bilden sich zu einem behäuteten Sporangium um, das durch einen Entleerungshals die eingeißeligen Schwärmer entläßt. Die Bildung der Dauerzellen ist unbekannt; doch steht fest, daß sie in der Jugend zweikernig sind, was auf eine ähnliche Bildung wie in den vorigen Fällen schließen läßt.

Einen Fall isogamer Gametogamie finden wir ferner bei der *Synchytriacee* *Synchytrium endobioticum* Perc., dessen Entwicklung fast in allen Einzelheiten genau bekannt ist (Fig. 57). Die eingeißeligen Schwärmer setzen sich auf der Epidermis ihres Wirtes (*Solanum tuberosum* u. a.) fest, werfen ihre Geißel ab und dringen in die Wirtszellen ein, die nach erfolgter Infektion stark anschwellen (Kartoffelkrebs). Im Unterschied zu *Olpidium* umgeben sich hier die Schwärmer vor ihrem Eindringen in die Wirtszelle nicht mit einer Membran, sondern dringen als nackte Protoplasten ein. Unter dem Einfluß des Pilzes werden um die Infektionsstelle Zellteilungen des Wirtsgewebes ausgelöst; die umliegenden Zellen verholzen und nehmen an Größe stark zu. Auf diese Weise kommt es zur Bildung eigentümlicher Rosetten, inmitten deren die Infektionszelle mit dem Parasiten liegt. Die Zoospore bleibt zunächst einkernig und wächst heran. Sie wandelt sich in eine Spore um, die zwei Wände erkennen läßt, eine dickwandige äußere (Exospor) und eine dünnwandige innere (Endospor). Diese Spore heißt man auch Prosor, Initialzelle oder Sommerspore. In der heranreifenden Spore scheint der Kern eine Reifung durchzumachen, womöglich unter Chromatinausstoßung (?). Schließlich treibt das Endospor durch das Exospor hindurch einen Fortsatz und der Inhalt ergießt sich in die abgestorbene Wirtszelle. In dem Protoplasten treten nunmehr eine Anzahl von Kernteilungen ein, bis etwa 32 Kerne vorhanden sind. Darauf zerklüftet sich der Protoplast in 5—9 Portionen, die sich je mit einer hyalinen Membran umgeben und zu Sporangien werden. Die Gesamtheit der Sporangien heißt Sorus. In jedem Sporangium finden zahlreiche Kernteilungen statt (bis 300 Kerne). Die Sporangien gelangen nach der Desorganisation des Wirtsgewebes ins Freie und entlassen die Zoosporen durch einen schmalen Spalt. Die Zoosporen können nun von neuem eine Pflanze infizieren (s. Fig. 31 B).

Unter gewissen Umständen verhalten sich die Schwärmer aber nicht als Zoosporen, sondern als Gameten; dies soll besonders bei überreifen Sporangien der Fall sein. Die Gameten sind gleich groß, doch scheinen bereits leichte Unterschiede vorhanden zu sein, die eine Anisogamie andeuten. Es wurde nämlich beobachtet (Curtis 1921), daß sich einzelne Gameten festsetzen, zu denen dann ein oder mehrere Gameten heranschwimmen, von denen einer damit verschmilzt. Gameten eines Gametangiums scheinen nicht immer zu verschmelzen, sondern die verschmelzenden Gameten gehören unter Umständen verschiedenen Gametangien an, womit aber noch nicht gesagt ist, daß Diözie vorliegt. Die einzelnen Sporangien eines Sorus gehen nämlich aus einer Zoospore hervor, die einkernig ist. Sämtliche Kerne der sich entwickelnden Prosori und Teilsporangien stammen von diesem einen Kern ab. Genotypische Geschlechtsbestimmung dürfte somit ausgeschlossen sein. Der Pilz ist demnach monözisch, auch wenn nur Gameten aus zwei verschiedenen Gametangien miteinander verschmelzen. Während der Entwicklung der Teilgametangien im Sorus ist eine phänotypische Geschlechtsdifferenzierung der einzelnen Sporangien erfolgt, so daß scheinbar eine diözische Geschlechtsverteilung vorliegt. Doch zeigte Köhler (1930), daß die Gameten des gleichen Gametangiums untereinander kopulationsfähig sind, und im Inneren überreifer Sporangien finden sich zuweilen bereits reife Zygoten, woraus mit größter Wahrscheinlichkeit folgt, daß nicht Diözie, sondern Monözie vorliegt. Ferner beobachtete Köhler (1932), daß sich männ-

lich gestaltete Gameten durch Vaselineeinwirkung in weibliche umwandeln lassen. Außerdem können Azygoten vorkommen, die an der Einzahl des Blepharoblasten erkennbar sind (echte Zygoten haben zwei solche). Hin und wieder läßt sich Polyspermie beobachten, doch scheinen nur immer zwei Kerne zu verschmelzen.

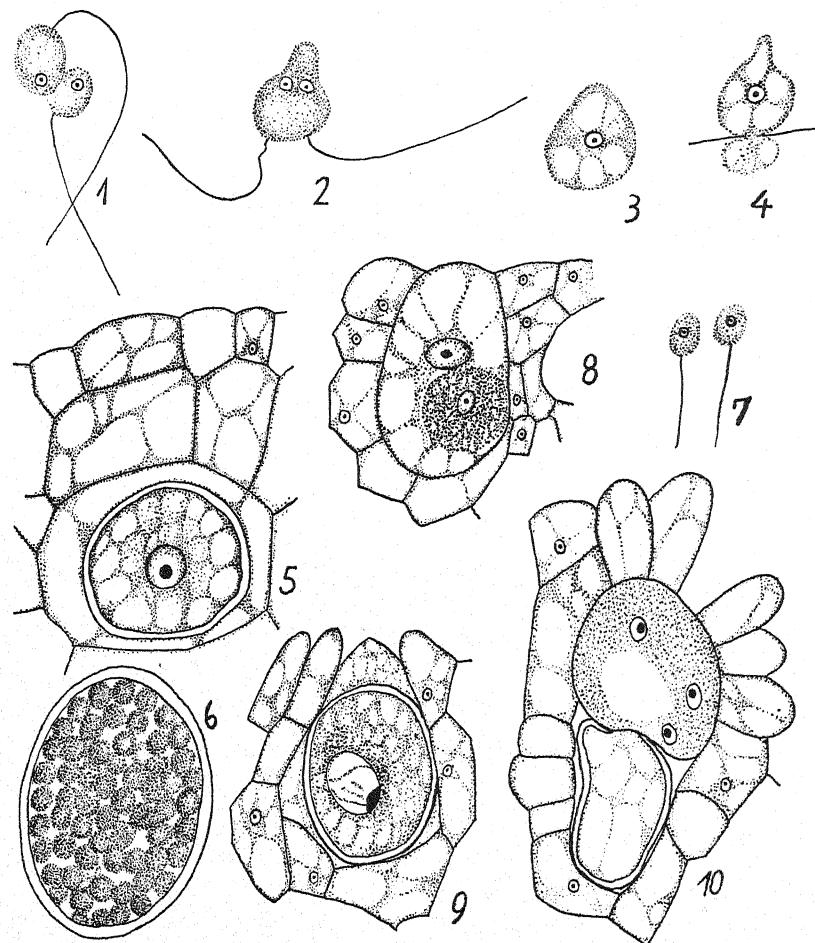


Fig. 57. *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Pere. 1—3 Gametenkopulation; 4 Eindringen der nackten Zygote in die Wirtszelle, die beiden Gametenkerne sind bereits verschmolzen; 5—6 Entwicklung der Zygote zur Dauerspore, in 6 sind die Zoosporen schon entwickelt; 7—9 Zoosporen und deren Entwicklung zur Sommersporangieninitiale; 10 Keimung der Sommerspore. (Entwicklung der Zoosporen vgl. Fig. 31 B). (Nach Curtis.)

Die junge Zygote dringt in eine Wirtszelle ein und regt diese zu lebhafter Teilung an. Im Gegensatz zu der Infektion durch die haploiden Zoosporen, die in die Zellen eingedrungen sind, werden aber die angrenzenden Epidermiszellen nicht zu einer Teilung angeregt. Auf diese Weise kommt es dazu, daß die Zygote mit der sich teilenden Infektionszelle immer tiefer in das Wirtsgewebe eingesenkt wird. Es ist daher ein Unterschied in physiologischer Hinsicht zwischen der Haplo- und Diplophase vorhanden, also ein physiologischer Phasenwechsel. Die Zygote wandelt sich sofort in eine Dauerzelle um. Die beiden Kerne verschmelzen nach der Kopulation der Gameten, noch vor der Infektion

einer Zelle. Nach mehrmonatiger Ruhe gehen aus der Dauerzelle Zoosporen hervor. Diese sind haploid und die Reduktionsteilung dürfte in der Dauerzelle stattfinden. Bei der Reife der Dauerzelle scheint der diploide Zygontenkern eine Art Reifung durchzumachen, angeblich unter Chromatinausstoßung. Von Kleinigkeiten abgesehen, besitzt der Pilz die gleiche Entwicklung und Sexualität wie *Opidium Viciae* Kus.

Die bisher als Zoosporen angesehenen Planeten von *Synchytrium fulgens* Schröt. sind nach Kusano (1930) Planogameten, die verschmelzen. Einzelne haploide Planogameten können zu Sommernetangiosori werden, die exogen gebildet werden, während die Zygoten zu Wintergametangiosori heranwachsen, die endogen im Substrat entstehen. Ein Planogamet wird vor der Verschmelzung unbeweglich, verhält sich also als weiblicher Gamet. Offensichtlich liegt Monözie vor, da beide kopulierenden Gameten aus einem Sommernetangium herstammen können.

Unsicher ist das Verhalten der *Plasmodiophoraceen*-Gattung *Plasmodiophora* sowohl hinsichtlich des Sexualablaufes als auch hinsichtlich der systematischen Stellung. Soweit

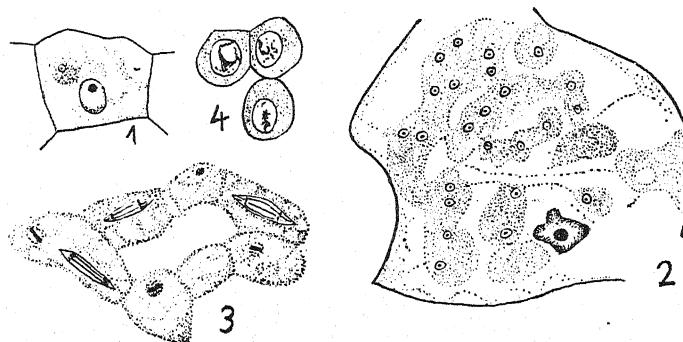


Fig. 58. *Spongopora subterranea* (Wallr.) Johns. 1 Eine nackte Amöbe neben dem Wirtszellkern in der Wirtszelle, 2 Plasmodienbildung der Amöben, 3 Sporenbildung unter synchroner Kernteilung, 4 reife Sporen. (Nach Osborn.)

heute bekannt ist, haben *Spongopora subterranea* Johns und *Plasmodiophora Brassicaceae* Wor. Zoosporen, die amöboid sind. Bei *Spongopora* geht aus jeder Spore eine Myxamöbe hervor, die apikal einen Geißel trägt. In den Wirtszellen vereinigen sich mehrere einkernige Myxamöben zu plasmodienartigen Gebilden (Fig. 58). Die Myxamöbe wächst in der Wirtszelle heran und ihre Kerne teilen sich wiederholt (sogenanntes Schizontenstadium) und schnüren einkernige Myxamöben ab (Meronten). Die Schizonten- und Merontenbildung schreitet bis zur Erschöpfung des Nährsubstrates weiter. Nunmehr vereinigen sich die Myxamöben jeder Wirtszelle zu einem Plasmodium. In dem Plasmodium soll nun nach Osborn (1911) Kernverschmelzung eintreten. In den Plasmodien finden dann zwei mitotische synchrone Kernteilungen statt (die Reduktionsteilung?), und die Plasmodien zerfallen in einkernige Portionen, die zu Sporen werden. Darin scheinen sich die Untersucher einig zu sein, daß die Reduktion der Sporenbildung vorausgeht (Osborn 1911, Winge 1913, Schwartz 1914). Nach Jones (1928) findet bei *Plasmodiophora Brassicaceae* ( $n = 8$ ) die Kernverschmelzung zwischen zwei Gameten vor der Plasmodienbildung statt, die Reduktionsteilung erfolgt nach ihm in den Plasmodien. Danach ist die Art haplo-diplobiontisch. Es liegen hiermit die gleichen Verhältnisse wie bei den *Myxomycetes* vor, so daß die Art aus den *Plasmodiophoraceae* zu entfernen wäre, da sie abgesehen von ihrer parasitischen Lebensweise in jeder Beziehung mit den *Myxomycetes* übereinstimmt. Das gleiche Verhalten scheint auch *Spongopora subterranea* aufzuweisen (Horne 1930). Im Soma teilen sich die Kerne mitotisch ( $n = 4$ ). Auf einem Übergangsstadium erscheinen dann diploide Kerne, bei den folgenden Teilungen erfolgt die Reduktion der Chromosomen.

Als letzter Fall unter den Archimycetes sei die Entwicklung der Woroninacee *Opiodiopsis Saprolegniae* (Cornu) A. Fisch. besprochen. Die zweigeißeligen Zoosporen sind

ei- bis nierenförmig. Nach kurzer Schwimmperiode machen sie eine kurze Ruhepause durch und schwimmen dann wieder weiter. Treffen sie auf eine *Saprolegnia*, so zeigen sie amoeboiden Bewegungen, umgeben sich mit einer Membran und durchbohren die Wand des *Saprolegnia*-Fadens mit einem kurzen Keimschlauch. Der nackte Plasmakörper ergießt sich in die Wirtszelle, wird vielkernig, wobei er heranwächst, umgibt sich schließlich mit einer Membran und bildet sich zu einem Zoosporangium um. Aus einem peripheren Wandbelag werden nach Ablauf mehrerer Kernteilungen die einkernigen Zoosporeninitia herausgeschnitten und die Zoosporen aus einem Entleerungshals entlassen (Fig. 59).

Unter bestimmten Bedingungen, wahrscheinlich bei schlechter Ernährung, tritt zwischen den Schwärmern Kopulation ein. An einen größeren und vielkernigen

Protoplasten lagern sich ein oder mehrere einkernige und kleinere Protoplasten an. Sie umgeben sich alle mit einer Membran, die bei den männlichen Gameten dünn, bei den weiblichen dick und mit einer stacheligen Oberfläche versehen ist. Nur an der Stelle, an der die männliche Zelle anliegt, ist die Membran nicht verdickt und nicht stachelig. Die trennenden Wände verquellen vor der Befruchtung und der Inhalt des männlichen Gameten ergießt sich in den weiblichen. Es scheint auch vorzukommen, daß mehrere männliche Gameten ihren Inhalt in einen weiblichen ergießen können. Die Membran der entleerten männlichen Gameten bleibt an den Zygogen als sogenannte Anhangszelle erhalten. Die Zygote wandelt sich zu einer Dauerzelle um, indem das Endospor sich verdickt und bräunt und das Exospor stachelig wird. Die Dauerzellen keimen mit einem Keimschlauch, aus dem die Zoosporen entlassen werden (Barrett 1912). Ähnlich verläuft der Entwicklungsgang bei *Olpidiopsis vexans* Barr. und *O. luxurians* Barr.

*Olpidiopsis Saprolegniae* (Cornu) A. Fisch.

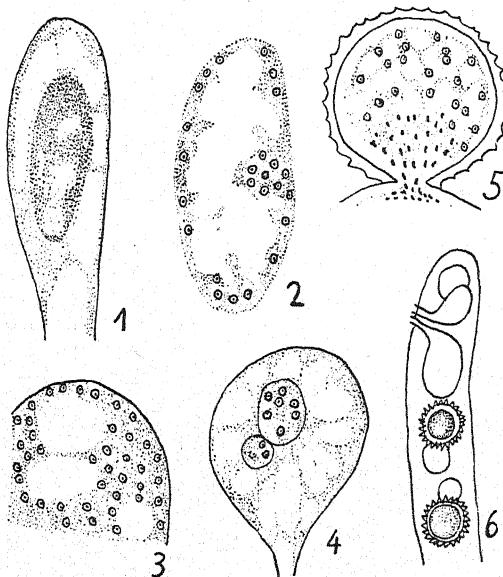


Fig. 59. *Olpidiopsis Saprolegniae* (Cornu) A. Fisch. 1 Nackter Protoplast in der Wirtszelle, 2—3 Zoosporangienentwicklung, 4—5 Befruchtung zwischen einer kleinen männlichen und größeren weiblichen Zelle, in 5 Kernübergang; 6 Sporangien mit Entleerungshilfen (oben) und Dauersporen mit den leeren Anhangszellen (männlichen Zellen) in einem Saprolegniafadens.  
(Nach Barrett.)

Nach dem Übertreten des Inhaltes des männlichen Gameten in den weiblichen scheint zunächst Kernpaarung und dann Kernverschmelzung stattzufinden. Es ist aber fraglich, ob tatsächlich mehrere Zygogenkerne zustande kommen, oder nur je ein männlicher und ein weiblicher Kern miteinander verschmelzen. Wahrscheinlich findet bei der Keimung der Zygote bzw. bei der Bildung der Schwärmsporen die Reduktionsteilung statt. Der Pilz muß als diözisch betrachtet werden, da sich die Befruchtung zwischen zwei getrennten Individuen vollzieht. Ob aber genotypische Geschlechtsbestimmung vorliegt, ist unsicher.

Hinsichtlich des Farbspeicherungsvermögens der männlichen und weiblichen Gameten scheinen sekundäre Geschlechtsunterschiede vorzuliegen. Die männlichen Gameten, die vielfach auch als Antheridien bezeichnet werden, haben ein großes Speicherungsvermögen für Gentianaviolett, während die weiblichen Gameten (auch als Oogonien bezeichnet) Orange G auffallend stark speichern. Bei der Gattung *Olpidiopsis* haben wir den ersten Fall von Anisogamie kennengelernt, wenn man nicht den Unterschied

im Verhalten der Gameten bei *Synchytrium*, wo sich der weibliche Gamet zuerst festsetzt und von den männlichen Gameten aufgesucht wird, bereits als einen Geschlechtsdimorphismus auffassen will. Wie schon betont, wurde vielfach bei *Olpidiopsis* auch von Antheridien und Oogonien gesprochen. Da aber sowohl Oogon als Antheridium ein Teilstück eines Organismus darstellen, so ist der Ausdruck unglücklich gewählt. In Wirklichkeit handelt es sich hier um selbständige Einzelindividuen, die miteinander verschmelzen. Es handelt sich daher nicht um eine Oogamie, sondern um eine Gametogamie.

Als Vertreter der *Woroninaceae* sei ferner noch *Woronina polycystis* Cornu genannt, die in Algen und Pilzen parasitiert. Die Schwärmer umgeben sich auf den Wirtszellen mit einer Membran und ergießen dann durch einen Keimschlauch ihren Inhalt in die Wirtszelle. Der Protoplast wächst in der Wirtszelle heran und zerfällt in mehrere Portionen, die sich umwandeln, zu Sporangien werden und bei der Reife durch einen kurzen Hals die Zoosporen entlassen. Auf noch unbekannte Weise treten dann noch Dauerzellen auf, die A. Fischer (1881) Sporangiocysten nennt und deren Gesamtheit er als *Cystosorus* bezeichnet (Fig. 31 C). Bei ihrer Reife entlassen die Sporangiocysten zweigeißelige Zoosporen. Eine ähnliche Entwicklungsweise hat wahrscheinlich auch *Rozella septigena* Cornu.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Fortpflanzung der *Archimycetes* grundsätzlich in Form von Gametogamie verläuft. Auch die eigentümlichen Befruchtungsvorgänge bei *Olpidiopsis* lassen sich nur als Gametogamie und nicht als Oogamie bezeichnen, wie noch näher aus der Besprechung der Oogamie bei den *Oomycetes* hervorgeht. Die Gametogamie kann entweder als Iso- oder als Anisogamie vorliegen. In vieler Hinsicht erinnern die *Archimycetes* sowohl bezüglich der Fortpflanzung als bezüglich der allgemeinen Organisation an die *Monadineae* unter den Algen. Ähnlich wie bei diesen finden wir bei den *Olpidiaceae* und *Woroninaceae* die Eigentümlichkeit, daß sich die Zoosporen vor dem Eindringen in die Wirtszelle zuerst mit einer Membran umgeben, eine kurze Ruheperiode durchmachen und erst dann ihren nackten Protoplasten in die Wirtszelle ergießen. Die *Synchytriaceae* zeigen diese Sonderheit nicht; bei den *Plasmodiophoraceae* sind die näheren Einzelheiten beim Eindringen der Zoosporen in die Wirtszelle noch unbekannt. Während ein Teil der *Archimycetes* auf die *Flagellatae* zurückgehen dürfte, weisen die *Plasmodiophoraceae* mehr Beziehungen zu den *Myxomycetes* auf. Die *Plasmodiophoraceae* sind letzten Endes nichts anderes als parasitische *Myxomycetes*.

## Die Phycomycetes.

### 1. Die Chytridiales.

Die folgenden drei Reihen, die *Chytridiales*, *Oomycetes* und *Zygomycetes*, stellen die *Phycomycetes* im eigentlichen Sinne dar. Die erste Reihe unterscheidet sich morphologisch von den beiden anderen durch die Höhe der vegetativen Organisation. Der Vegetationskörper ist nur schwach ausgebildet und einzellig. Es sind fast ausnahmslos Wasserbewohner, nur in seltenen Fällen terrestrische Formen. Unter ihnen finden sich sowohl Parasiten als Saprophyten. Die einfachsten Formen sind meist kugelförmig und leben im Innern des Substrates, die höheren leben extramatikal und entziehen dem Substrat die Nahrung mittels Senzkörpern (Häustorien). Die niederen Formen sind holokarpisch, die höheren lassen bereits eine Gliederung in einen vegetativen und einen fruktifikativen Teil erkennen; auch ist bei den höchsten Formen der Vegetationskörper nicht mehr kugelförmig, sondern irgendwie schlauchförmig, jedoch stets einzellig und nicht durch Septen in mehrere Zellen gegliedert.

Die fruktifikativen Organe sind als Zoosporangien und als Dauerzellen entwickelt. Die Holokarie der niederen Formen geht allmählich bei den höchst stehenden Formen in Eukarie über, indem nicht mehr der ganze Vegetationskörper in die Vegetationsbildung einbezogen wird, sondern nur mehr spezialisierte Teile. Schließlich läßt sich ein basaler vegetativer von einem apikalen fruktifikativen Teil unterscheiden. In den meisten Fällen keimen die Zoosporangien und die Dauerzellen mit eingeißeligen, sehr

selten mit zweigeißeligen Zoosporen, die aus Entleerungshälften oder aus anders gestalteten Öffnungen ins Freie entleert werden. Der Sexualakt vollzieht sich vor der Dauerzellenbildung und ist als Gametogamie, bei den höheren Formen als Gametangiogamie ausgeprägt. Die bei der Besprechung der Sexualvorgänge angenommene Einteilung bzw. Reihenfolge sagt nichts über die systematische Gliederung der Reihe aus, sondern ist nur als eine Aufzählung der Möglichkeiten zu betrachten. Nur bei wenigen Formen ist der Entwicklungsgang einigermaßen bekannt.

Bei *Zygorhizidium Willei* Loew. unter den *Rhizophidiaceae* werden die eingeißeligen und einkernigen Zoosporen aus Zoosporangien entlassen, die sich am Scheitel mit einem Deckel öffnen (Fig. 31'D). Die Zoosporen setzen sich auf der Unterlage fest, indem sie die Membran ihres Wirtes (*Cylindrocystis Brebissonii*) mit einem kurzen Fortsatz durchbohren,

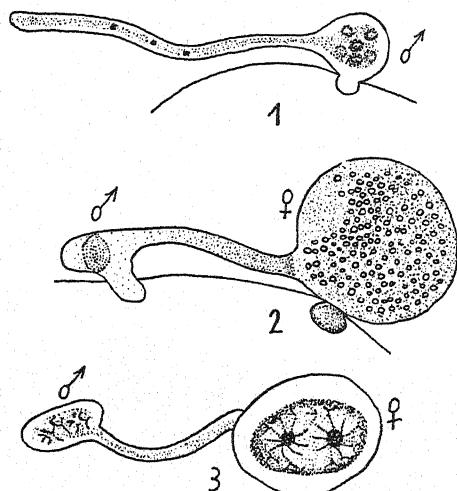


Fig. 60. *Zygorhizidium Willei* Loew. 1 Männliche Zelle treibt einen Befruchtungsschlund, 2 die männliche Zelle hat mit einer weiblichen kopuliert, 3 der männliche Kern ist in die weibliche Zelle übergetreten.  
(Nach Loewenthal.)

(Loewenthal 1905). Die Karyogamie findet wahrscheinlich erst kurz vor der Keimung der Dauerzelle statt, die mit einer dicken Membran versehen ist. Wahrscheinlich keimt sie als Zoosporangium aus. Das Auskeimen erfolgt durch ein Loch (Scherffel 1926). Über die Herkunft der beiden Gameten ist nichts bekannt, so daß dahingestellt bleiben muß, ob Monözie oder Diözie, phänotypische oder genotypische Geschlechtsverteilung vorliegt.

Ein ähnliches Verhalten bei der Befruchtung kommt auch bei zwei anderen als *Chytridium Characii* Scherff. und *Ch. Spirotaeniae* Scherff. beschriebenen Arten vor (Scherffel 1926). Wie bei der vorigen Art treibt der männliche Gamet einen Kopulationssschlund, der Inhalt des männlichen Gameten tritt in den weiblichen über, der sich nach dem Übertritt des männlichen Inhaltes abgrenzt. Auch in diesen beiden Fällen ist der männliche Gamet kleiner, es liegt ebenfalls Anisogamie vor. Es bleibt jedoch fraglich, ob Monözie oder Diözie vorliegt.

Bei *Pseudolpidiopsis Schenkiana* (Zopf) v. Minden finden wir einen ähnlichen Befruchtungsvorgang wie bei *Olpidiopsis*. Die Zoosporen werden durch einen Entleerungshals ins Freie entlassen (Fig. 61). Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung verschmelzen ein männlicher und ein weiblicher Gamet, wobei der männliche kleiner als der weibliche ist. Wie bei *Olpidiopsis* liegen dabei die beiden Gameten dicht nebeneinander. Die männliche leere Zelle bleibt als Anhangszelle am weiblichen Gameten erhalten. Die Dauer-

der zu einer kleinen Blase anschwillt und einige dünne Haustorien aussendet. Der von einer Membran umgebene extramatrikale Protoplast macht mehrere Kernteilungen durch und der Inhalt wandelt sich in Zoosporen um. Die geschlechtliche Fortpflanzung erfolgt in der Weise, daß ein mit einer Membran versehener Protoplast einen extramatrikalen Keimschlauch austreibt, der zu einem anderen Protoplasten hinwächst und mit ihm in Verbindung tritt (Fig. 60). Der den Keimschlauch austreibende Protoplast ist kleiner als derjenige, mit dem er in Verbindung tritt. Ersterer ist männlich, letzterer weiblich. Die Form des Geschlechtsaktes ist eine Anisogamie. Der männliche und der weibliche Gamet sind einkernig. Der Inhalt des ersten tritt in den letzteren über. Der Kernübertritt wurde nicht direkt beobachtet, sondern aus der nachträglichen Zweikernigkeit des weiblichen und der Kernlosigkeit des männlichen Gameten erschlossen. An dem Übertritt ist aber nicht zu zweifeln

zellen keimen mit einem Entleerungshals, aus dem die Zoosporen entlassen werden. Die Herkunft des männlichen und weiblichen Gameten ist unsicher. Zopf (1885) glaubte, daß sie durch Teilung aus einer Zelle hervorgingen, hat aber später (1890) diese Angabe wieder zurückgenommen. Nach dem äußeren Bild ist der Pilz diözisch, insofern zwei getrennte Individuen unter Hologamie verschmelzen; aber ob sie einem oder verschiedenen Sporangien entstammen, ist unbekannt. *Ps. parasitica* (Fisch.) A. Fischer hat einen gleichen Entwicklungsgang wie die vorige Art (Fisch 1884).

Bemerkenswert ist die Zoosporenbildung bei der Gattung *Pseudolpidiopsis*. Bei *Ps. Schenkiana* umgibt sich die Zoospore auf der Außenseite der Wirtszelle mit einer Membran. Dann wird die Wirtszelle mit einem kurzen Keimschlauch durchbohrt und der Protoplast schwollt auf der Innenseite der Wirtszelle zu einer Blase an (Keimblaue). Diese wächst heran und verliert den Zusammenhang mit der außen liegenden Zoosporenmembran. Die neuen Zoosporen werden im jungen Sporangium fertig ausgebildet. Nach der Entleerung bleiben die Zoosporen zunächst vor dem Entleerungshalse liegen, zeigen anfangs amöboide Bewegungen und schwimmen schließlich fort. Bei *Ps. Oedogoniorum* (De Wild.) Scherff. kann es vorkommen, daß der undifferenzierte Sporangieninhalt hinaustritt und erst vor der Mündung die Zoosporen fertig gebildet werden (Scherffel 1925). Ein derartiges Verhalten der Zoosporenbildung werden wir bei den *Saprolegniae* und *Pythiaeae* wieder vorfinden und dann näher auf die Bedeutung dieser Eigentümlichkeit eingehen. Noch weiter ist die Zoosporenbildung bei *Saccommysces Dangeardii* Serb. verzögert, wo der Sporangieninhalt in eine Blase hinaustritt und sich erst in dieser die Zoosporenbildung vollzieht (Serbinow 1907).

Als Vertreter der *Rhizidiaceae* seien zwei relativ gut bekannte Arten angeführt.

*Sporophlyctis rostrata* Serb. lebt völlig extramatikal und dringt nur mit zarten Fäden in die Wirtszellen ein. Der Vegetationskörper ist birnförmig; aus seiner verschmälerten Basis entspringen die Haustorienzellen. Der birnförmige Teil des Vegetationskörpers ist ursprünglich einkernig und wird durch Kernteilungen schließlich mehrkernig, womit die Sporangienbildung abgeschlossen ist. Der Inhalt der reifen Sporangien tritt in eine Blase hinaus und zerteilt sich hier in unbewegliche Zellen, in sog. Akineten (Fig. 31 E). Nach deren Fertigung zerreißt die Membran und die Akineten gelangen ins Freie. Der Bildung von Dauerzellen geht ein Geschlechtsakt voraus. Zwei Individuen legen sich mit dem birnförmigen Teil aneinander und der Inhalt des einen tritt in das andere über (Fig. 62). Das sich entleerende Individuum ist größer als das andere, so daß also merkwürdigerweise das Männchen größer als das Weibchen ist, was bei den Pilzen nur selten der Fall ist. Die verschmelzenden Individuen sind einkernig, die Zygote ist zweikernig (Serbinow 1907). Manchmal scheinen die beiden kopulierenden Individuen gleich groß zu sein (?). Aus den Bildern Serbinows scheint aber hervorzugehen, daß Anisogamie vorliegt. Bei der Gliederung der Individuen kann kaum noch die Rede von Gametogamie sein, sondern es liegt hier die Verschmelzung von festliegenden Zellen, also Gametangiomagie vor. Der untere Teil der Akineten dient offensichtlich der Ernährung, während der obere die Fortpflanzung übernommen hat. Die als männliches

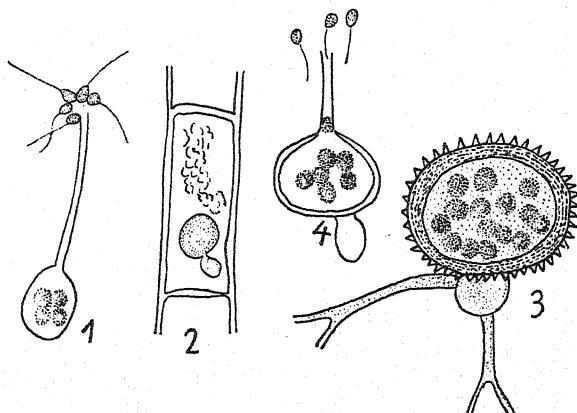


Fig. 61. *Pseudolpidiopsis Schenkiana* (Zopf) v. Minden (1, 2, 4). 1 Zoosporangium entläßt Zoosporen, 2 Kopulation zwischen einem männlichen und weiblichen Individuum in einer Wirtszelle, 3 reife Dauerzelle von *Diplophlyctis intestina* (Schenk) Schröter, 4 Dauerzelle in Keimung, am Grunde mit der männlichen Zelle (leer). (Nach Zopf.)

Gametangium funktionierende Zelle ist glattwandig, die Dauerzelle stachelig. Ob genotypische Diözie vorliegt, ist unbekannt.

Am besten bekannt unter den *Chytridiales* ist die Entwicklung von *Polyphagus Euglenae* Now. (Fig. 63). Nach Wager (1913) umgeben sich die zur Ruhe gekommenen Zoosporen mit einer Membran und treiben dann Rhizoiden hervor, mit denen sie sich in *Euglena*-Zellen verankern (Fig. 31 F). Infolge lebhafter Verzweigung der Rhizoiden können sie eine große Anzahl von Euglenen befallen. Der Vegetationskörper ist stets einzellig und einkernig. Vor der Zoosporenbildung keimt aus dem blasenförmigen Vegetationskörper ein Keimschlauch hervor, der den Inhalt aufnimmt und sich mit einer Wand gegen die ehemalige Zoospore abgrenzt. Der Kern der Zoospore wächst stark heran und wandert vor der Wandbildung ebenfalls in den Keimschlauch hinaus. Durch zahlreiche Kernteilungen entstehen einige Hunderte Kerne, und aus dem Plasma des Schlauches werden die einkernigen Zoosporen herausgeschnitten. *Polyphagus* ist eine typisch eukaryotische Form. Der Thallus zergliedert sich in zwei Teile, in einen vegetativen und einen fruktifikativen, der nur der Sporenbildung dient; letzterer besitzt die Gestalt eines Keimschlauches.

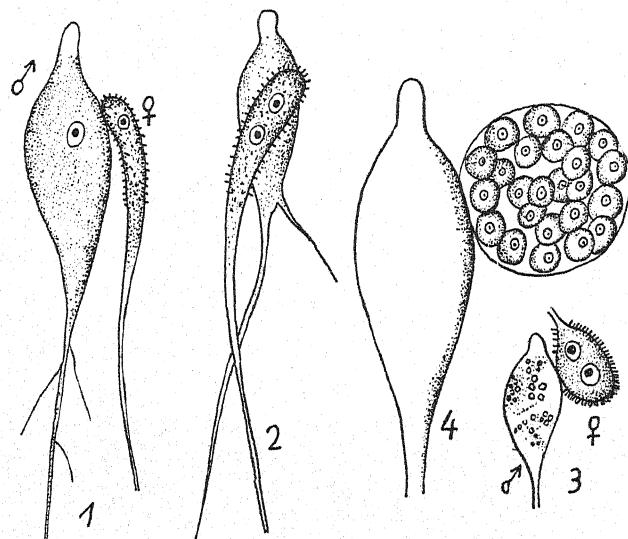
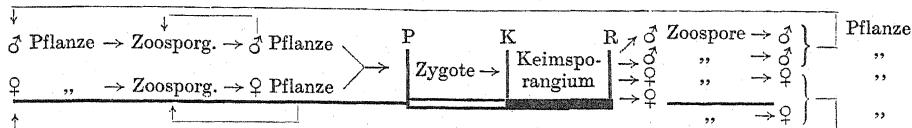


Fig. 62. *Sporophlyctis rostrata* Serb. 1—2 Kopulation zwischen einem kleinen weiblichen und einem großen männlichen Individuum, in 2 der männliche Kern in die weibliche Zelle übergetreten, 3 Entwicklung der weiblichen Zelle zur Zygote, 4 Keimung eines Zoosporangiums mit einer Keimblase, in der sich die Akineten entwickelt haben. (Nach Serbinow.)

dem sich das einzelne Individuum mit einer dicken Membran umgibt und bei günstigen Bedingungen mit einem Zoosporangium auskeimt. Bei Erschöpfung der Nahrung tritt geschlechtliche Fortpflanzung ein, indem sich die Individuen zu Gametangien umwandeln. Dabei treibt das kleine Männchen einen langen und dünnen Fortsatz, der auf weibliche Individuen hinwächst. Trifft er auf ein solches, so schwollt er zu einer Blase an, in die der ganze Inhalt aufgenommen wird. Die Wand der Blase verdickt sich und bekommt eine stachelige Membran. Endlich wird die Wand zwischen der Blase und dem weiblichen Individuum aufgelöst und der Inhalt des letzteren ergießt sich ebenfalls in die Blase. Der männliche Kern ist zunächst etwas kleiner, wächst aber nunmehr heran, bis er die Größe des weiblichen Kerns erreicht hat. Gleichzeitig grenzt sich die Zygote von den beiden Gametangien durch je eine Wand ab. Die Wände zerfallen, die Zygote rundet sich ab und wird zur Dauerzelle.

Nach einer längeren Ruheperiode keimt die Zygote mit einem Keimschlauch, in den die beiden nicht verschmolzenen Kerne hinauswandern und erst in dem Schlauch verschmelzen. Anschließend dürfte die Reduktionsteilung erfolgen. Der Schlauch wandelt sich in ein Zoosporangium um und entlässt schließlich die einkernigen und eingebetteten Zoosporen. Nach Nowakowski (1877) treten die männlichen und weiblichen Individuen in gleichen Zahlen auf, so daß auf genotypische Geschlechtsverteilung geschlossen werden kann. Demnach hat *Polyphagus* folgenden Entwicklungsgang:



Überblicken wir die Geschlechtsvorgänge bei den *Chytridiales*, so können wir feststellen, daß die bei den niederen Vertretern noch vorhandene Gametogamie bei den höheren Formen von der Gametangiogamie abgelöst wird. Verschmelzen bei *Zygorhizidium* und anderen noch die beiden Kerne in dem weiblichen Gameten bzw. Gametangium, so finden wir bei den höchststehenden Formen, so bei *Polyphagus*, schon den Übergang von der Hologamie zur anisogamen Gametangiogamie. Es verschmelzen bei *Polyphagus* nicht mehr zwei ganze Vegetationskörper, sondern nur noch bestimmte Bezirke derselben; ja die Zygogenbildung findet auch nicht mehr in dem einen der beiden Gametangien statt, sondern innerhalb des Kopulationsschlusses, in der Nähe des weiblichen Gametangiums, bildet sich die Zygote. Die Kernverschmelzung findet hier, wie bei den höheren Pilzen, nicht mehr im Gametangium oder in der Zygote statt, sondern in einem eigenen Organ, in dem Keimsporangium. In dieser Beziehung ragt *Polyphagus* weit über die *Chytridiales* hinaus. In diesem Keimsporangium, in dem nicht nur die Karyogamie, sondern auch die Reduktionsteilung abläuft, dürfen wir bereits einen Vorläufer des Ascus bei den *Ascomycetes* erblicken. Das gleiche Gebilde wird uns bei den *Zygomycetes* wieder in ausgeprägter Weise begegnen.

## 2. Die Oomycetes.

### A. Die Monoblepharidinae.

#### a) Die Monoblepharidaceae.

Im allgemeinen werden die *Monoblepharidinae* nicht als eine Unterreihe betrachtet, sondern als eine Familie der *Oomycetes*. Wenn sie hier als eine Unterreihe aufgefaßt werden, so seien darunter die Formen zusammengefaßt, bei denen zwar Oogamie vor kommt, deren Eier aber nicht wie bei den sonstigen *Oomycetes* von Antheridien, sondern von beweglichen Gameten befruchtet werden. Die Differenzierung der beweglichen Gameten ist also bei den *Monoblepharidinae* noch nicht unterdrückt, wie dies bei den *Saprolegniaceae*, *Pythiaceae* und *Peronosporoidea* der Fall ist. Außerdem unterscheiden sie sich von den anderen *Oomycetes* durch die beweglichen Zygoten.

Am besten bekannt ist die Gattung *Monoblepharis*, die einen wohl entwickelten Thallus besitzt, der sich mit Rhizoiden im Substrat verankert. Die extramatikalen dünnen und wenig verzweigten Hyphen sind vielkernig. In end- oder zwischenständigen Oogonien werden die Eier in der Einzahl gebildet. Entweder unter oder auch auf dem Oogon entstehen die Antheridien, in denen bewegliche Spermatozoiden erzeugt werden. Durch Zerkleifung des Antheridieninhaltes werden einkernige Portionen herausgeschnitten, die sich zu Zoosporen, oder besser, zu Gameten umwandeln. Sie werden durch eine Papille am oberen Ende des Antheridiums entlassen und sie sind eingefäßig. Je nach der Lage der Antheridien lassen sich mehrere Typen unterscheiden, so e p i g y n e Antheridien, wenn sie auf dem Oogon entstehen (*Monoblepharis insignis*, *M. brachyandra* und *M. polymorpha*; Fig. 64 B, C), und h y p o g y n e Antheridien, wenn sie unterhalb des Oogons entstehen (*Mon. sphaerica*, *M. macrandra* u. a.; Fig. 64 A). Die einzelnen Arten der Gattung scheinen alle monözisch zu sein; doch dürfte es nicht ausgeschlossen sein, daß Fremdbefruchtung trotz des Vorhandenseins beider Geschlechtsorgane auf jedem Individuum eintreten kann. Bei *M. macrandra* (Lagerh.) Woron. kommen außer den Thalli, die zugleich Antheridien und Oogonien besitzen, auch solche vor, die nur Antheridien oder nur Oogonen besitzen (Triözie). Selbststerilität scheint aber nicht vorzukommen. Bei *M. brachyandra* Lagerh. entwickeln sich die Antheridien vor den Oogonien (Protandrie), denen sie aufsitzen (epigyn). Nach Lagerheim (1900) ist die Art aber trotzdem selbstfertil. Bei den Oogonien lassen sich zwei Typen nach dem Verhalten der Zygoten unterscheiden. So gibt es endo-

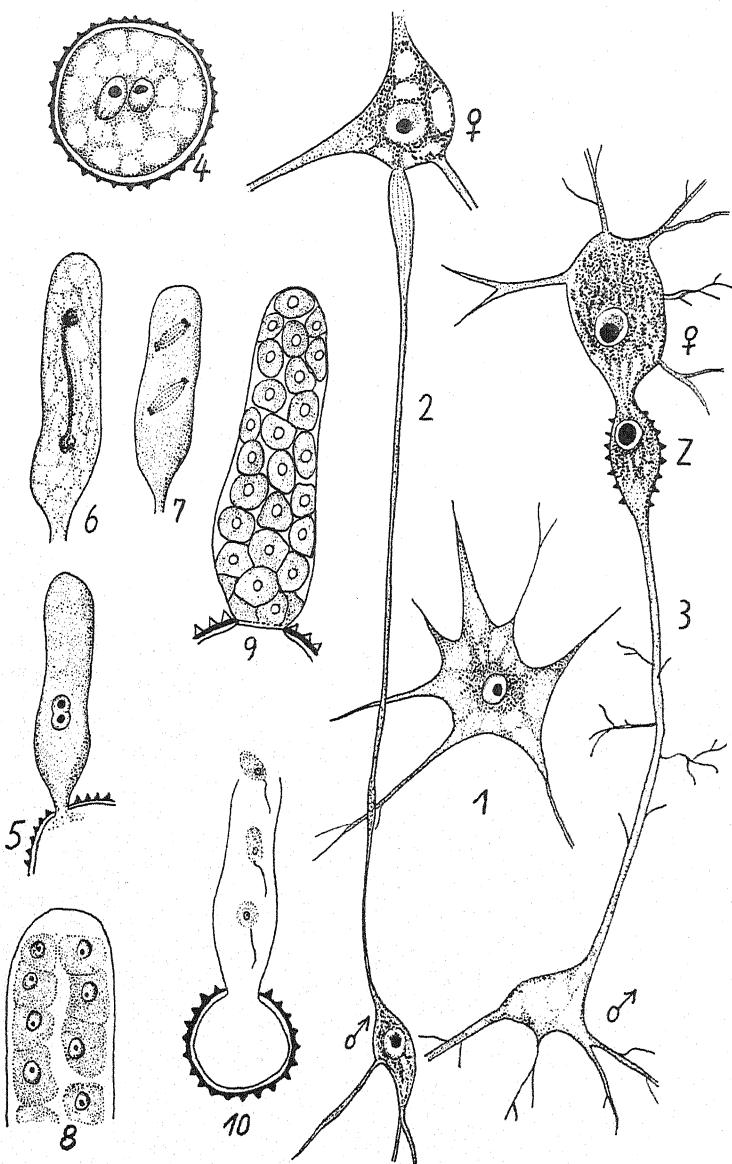


Fig. 63. *Polyphagus Euglenae* Now. 1 Vegetationskörper; 2–3 Kopulation zwischen einem männlichen und weiblichen Individuum, in 3 der männliche Kern in der jungen Zygote; 4 reife Zygote, 5 Keimung der Zygote und Kernverschmelzung im Keimschlauch, 6–7 Kernteilungen im Keimschlauch, 8 Zoosporenbildung im Keimschlauch (= Zoosporangium), 9 reifes Zoosporangium, 10 sich leerendes Zoosporangium. (Nach Wager).

gyn e Zygoten (*M. insignis* Thaxt.; Fig. 64 B), die im Oogon liegen bleiben und sich hier zu Dauersporen umbilden, und exogyn e Zygoten (*M. sphaerica* Cornu und *M. brachyandra* Lagerh.; Fig. 64 A), die sich unter amöboiden Bewegungen aus der Oogon-

öffnung herausgegeben und sich außerhalb des Oogons zur Dauerspore umwandeln, indem sich die Membran verdickt und eine höckerige Oberfläche erhält.

*Monoblepharis sphaerica* Cornu besitzt endständige Oogonien, die von Anfang an nur einen Kern enthalten (Cornu 1872, Woronin 1904, Laibach 1926, 1927). Das hypogyne Antheridium bildet einige Spermatozoiden aus, die aus einer seitlichen Öffnung entlassen werden (Fig. 64 A). Die Spermatozoiden suchen sofort ein Oogon auf und kriechen an diesem bis zur Spitze unter amoeboiden Bewegungen empor. Inzwischen

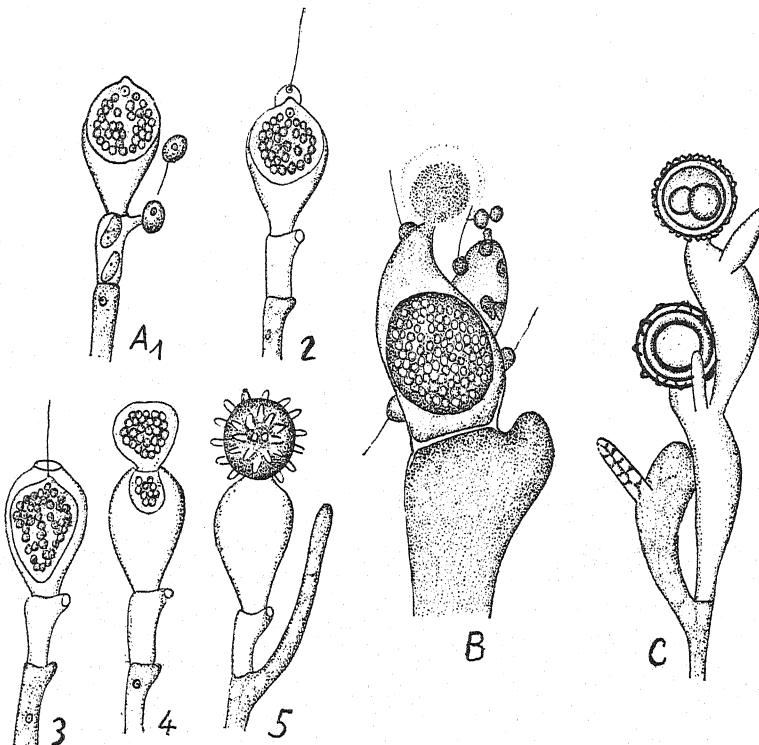


Fig. 64. A *Monoblepharis sphaerica* Cornu. 1—3 Befruchtung, 4—5 Oosporenbildung; B *Monoblepharis insignis* Thaxter mit epigynem Antheridium, das Gameten entlassen hat, im Oogon eine Eizelle; C *Monoblepharis polymorpha* Cornu mit epigynen Antheridien und reifen Oosporen. (A nach Woronin, B, C nach Thaxter.)

hat sich im Oogon eine Eizelle gebildet, die unmittelbar unter der zu einer kleinen Papille ausgezogenen Spitze des Oogons liegt. Das Ei ist einkernig. Nunmehr wird die Papillenwand aufgelöst und das Spermatozoid verschmilzt mit der Eizelle, wobei die Geißel des Spermatozoids nach außen gewandt ist. Die junge Zygote sinkt nun entweder weiter in das Oogon zurück, oder sie begibt sich aus dem Oogon heraus und bildet sich vor der Mündung desselben zur Dauerspore um. Die Kerne verschmelzen erst dann, wenn die Zygote aus dem Oogon herausgetreten ist. Der diploide Zygotenkern teilt sich noch vor dem Keimen der Zygote (Keimschlauchkeimung), wahrscheinlich unter Reduktionsteilung. Unter dem Antheridium bildet sich ein Seitenzweig, der wieder Geschlechtsorgane hervorbringt, so daß die Geschlechtsorgane sympodial angeordnet sind. Außer der geschlechtlichen Fortpflanzung mit Oogonien und Antheridien kommt bei den *Monoblepharis*-Arten eine ungeschlechtliche vor, indem in Zoosporangien Zoosporen gebildet werden. Die Zoosporangien können sympodial oder diapodial entstehen. Bei anderen Arten, so bei *M. macrandra* (Lagerh.) Woron., wandert die

Zygote nicht nur aus dem Oogon heraus, sondern entfernt sich von diesem völlig und entwickelt sich anderswo zur Dauerspore. Ob parthenogenetische Entwicklung bei den *Monoblepharidaceae* vorkommt, ist unsicher. Unsicher ist auch, ob sich die eingeißeligen Zoosporen zu Pflänzchen entwickeln können, ob die als Zoosporangien beschriebenen Behälter also tatsächlich Zoosporangien sind.

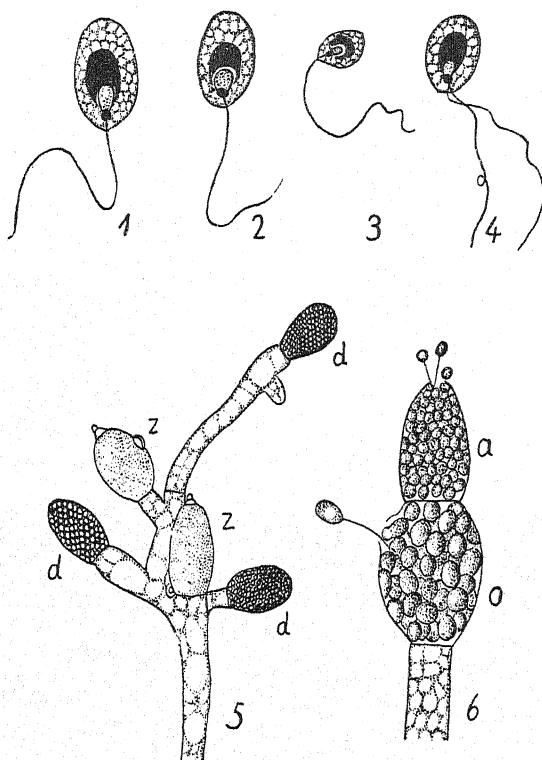


Fig. 65. *Allomyces javanicus* Kniep. 1 Zoospore; 2 weiblicher Gamet; 3 männlicher Gamet; 4 Zygote mit zwei Geißeln; 5 diploides Mycel mit Zoosporangien (z) und Dauersporen (d); 6 haploides Mycel mit Antheridium (a) und Oogon (o). Die schwarzen Körnchen am Anfang der Geißel von 1-4 sind die Blepharoblasten, die anschließenden hellen ovalen Gebilde die Kerne, die den Kern sattelförmig umgebenden schwarzen Körper die „food bodies“. (Nach Kniep.)

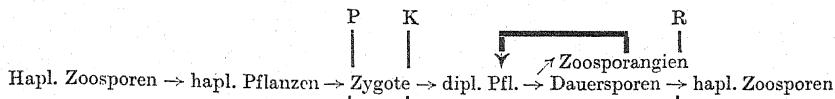
Zygote, die anfangs noch zweigeißelig und zweikernig ist, werfen die Geißeln ab, umgeben sich mit einer Membran und entwickeln sich nach der Kernverschmelzung zu diploiden Pflänzchen. An diesen diploiden Pflänzchen entstehen zweierlei Behälter, dickwandige Dauerzellen, aus denen nach Reduktionsteilung haploide Schwärmer entlassen werden, und dünnwandige Behälter, aus denen ohne Reduktionsteilung diploide Schwärmer (Zoosporen) entleert werden, die zu neuen diploiden Pflänzchen heranwachsen. Die aus den Dauersporen hervorgegangenen haploiden Zoosporen bilden sich zu haploiden Pflänzchen aus, an denen Gametangien entstehen, die männliche und weibliche Gameten erzeugen. Da aus einer Zoospore ein haploides Pflänzchen mit männlichen und weiblichen Gametangien hervorgeht, so kann es sich nicht um genotypisch bedingte Geschlechter handeln; der Pilz ist monözisch. Der Entwicklungsgang gestaltet sich also folgendermaßen:

### b) Die Blastocladiaceae.

In dieser Familie haben wir die einzigen Fälle unter den *Phycomycetes*, bei denen antithetischer Generationswechsel bekannt ist. Eine ausgeprägte Haplophase wechselt mit einer ausgeprägten Diplophase ab. Die Geschlechtsvorgänge sind bei einigen *Allomyces*-Arten in den letzten Jahren verhältnismäßig gut untersucht worden, so daß der Entwicklungsgang in den wichtigsten Einzelheiten bekannt ist.

*Allomyces javanicus* Kniep (Kniep 1930) hat verzweigtes Mycel mit vielen Kernen. Pseudosporen sind vorhanden, doch sind sie perforiert, so daß die Kerne und das Plasma sich frei durch das Mycel bewegen können. An den Enden von Hyphen entstehen die Gametangien, das weibliche und darüber das männliche Gametangium. Beide sind voneinander durch nicht perforierte Querwände getrennt (Fig. 65). Die Antheridien sind also epigyn. Sie entleeren viele eingeißelige und einkernige Schwärmer, die männlichen Gameten. Die größeren weiblichen Gametangien, die „Oogonien“, entlassen ebenfalls einkernige und eingeißelige, aber größere Gameten. Je ein männlicher und ein weiblicher Gamet verschmelzen zu einer ist. Später werfen die Zygoten.

Später werfen die Zygoten.



Die Fortpflanzung vollzieht sich bei *Allomyces* in Form von Gametogamie, die anisogam verläuft. Eine ähnliche Entwicklung hat *Allomyces arbuscula* Butl. (Hatch 1938). Auch hier verschmelzen Anisogameten zu einer anfänglich zweigeißeligen und zweikernigen Zygote, in der bald Karyogamie stattfindet (Fig. 66). Die Reduktionsteilung erfolgt bei der ersten Teilung in der keimenden Zygote, wobei die Chromosomenzahl von 12 auf 6 sinkt. Zwei der gebildeten 4 Tochterkerne gehen zu Grunde, und zwar wahrscheinlich zwei Tochterkerne, so daß der Pilz unter Umständen genotypisch diözisch ist und aus einer Dauer- spore möglicherweise nur das eine Geschlecht hervorgeht, aus einer anderen das andere Geschlecht.

*Allomyces Kniepii* Sörgel (Sörgel 1937) und *A. arbuscula* Butl. zeigen einen normalen Generationswechsel; doch kann eine Reihe von Abweichungen vorkommen, so daß sich folgendes Bild ergeben kann (Fig. 67): Der junge Gametophyt kann Makrogametangien entwickeln, aus denen Schwärmer hervorgehen, die sich entweder, ohne zu kopulieren, zu Gametophyten entwickeln (Pfeil 1), oder durch Aufregulierung der Chromosomenzahl Sporophyten ergeben (Pf. 2). Beim Heranwachsen des Gametophyten entstehen dann endständig Makrogametangien und jeweils darunter Mikrogametangien. Die weiblichen Gameten, die aus den Makrogametangien hervorgehen, können sich nun entweder haploid zu Gametophyten, oder unter Chromosomenaufregulierung zu Sporophyten entwickeln (Pf. 3 und 4), oder sie kop-

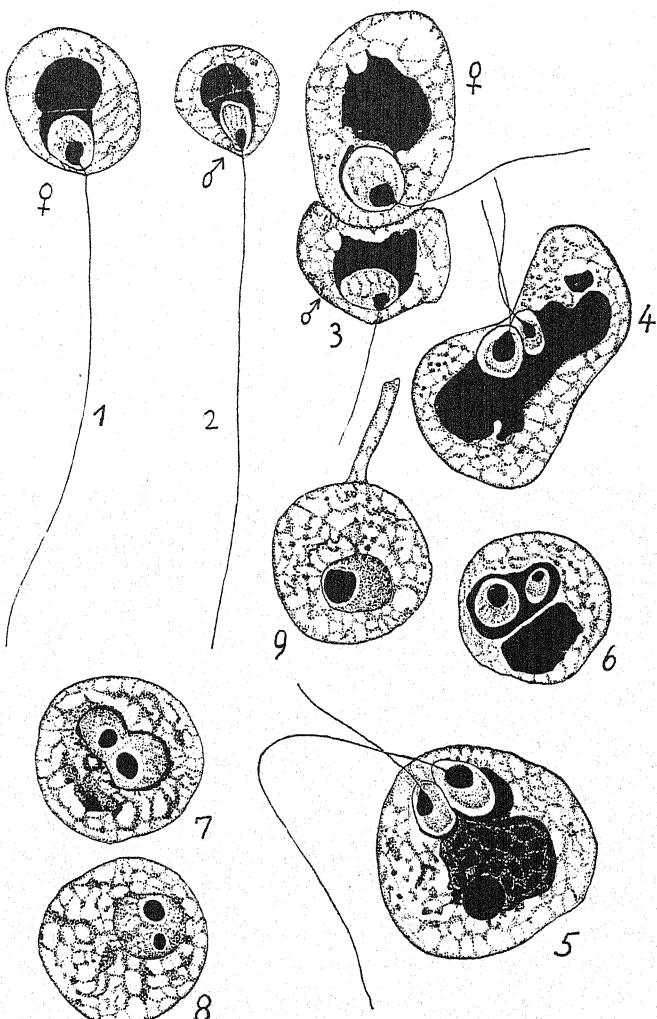


Fig. 66. *Allomyces arbuscula* Butl. 1 weiblicher, 2 männlicher Gamet; 3 Kopulation zwischen männlichen und weiblichen Gameten; 4 junge Zygote; 5 ältere Zygote; 6 reife Zygote; 7—8 Kernverschmelzung in der Zygote; 9 Keimung der Zygote (vgl. unter Fig. 65). (Nach Hatch.)

lieren mit Mikrogameten, was den Normalfall darstellt, und die Zygote wird zum diploiden Sporophyten (Pf. 5). Unter Umständen können aber schon am Gametophyten Zoosporangien entstehen, aus denen unmittelbar Sporophyten entstehen können (Pf. 6). Der Sporophyt erzeugt in erster Linie Zoosporangien. Die aus diesen hervorgehenden Zoosporen können sich zu diploiden Sporophyten entwickeln (Pf. 7), oder sie ergeben kleine Sporangien, deren Zoosporen wieder Sporophyten ergeben (Pf. 8), oder der

Bildung der Zoosporen geht eine Reduktionsteilung voraus und die Zoosporen liefern dann Gametophyten mit haploidem Chromosomensatz (Pf. 9). Auf den Sporophyten entstehen Dauersporangien, aus denen nach erfolgter Reduktionsteilung haploide Zoosporen hervorgehen, die zu Gametophyten heranwachsen (Pf. 10), in manchen Fällen aber schon sofort nach ihrer Entleerung kopulieren und so Sporophyten den Ursprung geben (Pf. 11). Die aus den Dauersporangien hervorgehenden haploiden Zoosporen können aber auch statt eines normalen Gametophyten ein sog. Mischmycel ergeben, das neben Gametangien auch noch diploide Sporangien und diploide Dauersporangien trägt, die mehr oder minder regellos angeordnet oder jeweils auf bestimmte Zonen beschränkt sind (Pf. 12). Das Mischmycel ist jedoch für sich auf die Dauer nicht ernährungsfähig und geht bald in die eine oder andere Phase über (Pf. 13 u. 14). Mischmycelen treten besonders bei *All. arbuscula* häufig auf (10 bis 20%). In den Dauersporangien kann aber die Reduktion der Chromosomenzahl auch unterbleiben und aus den diploiden Zoosporen gehen unmittelbar Sporophyten hervor (Pf. 15). Ferner ist es möglich, daß am Sporophyten haploide Zweige auftreten, aus deren

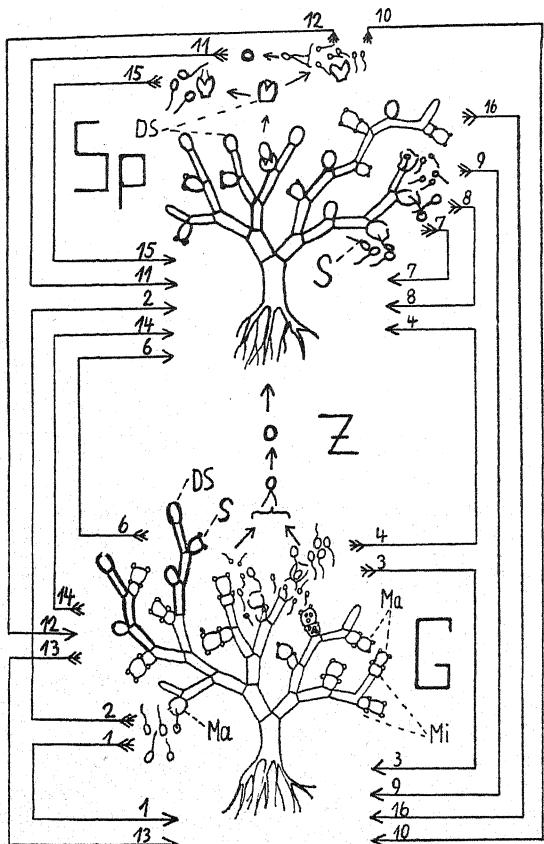


Fig. 67. Schema des Generationswechsels bei *Allomyces* und seiner Abweichungen (s. Text). G Gametophyt, Z Zygote, Sp Sporophyt, Ma Macrosporangium und Macrosporen, Mi Microsporangium und Microsporen, S Sporangium und Zoosporen; DS Dauersporangium. (Nach Sörgel.)

haploiden Sporangien haploide Zoosporen hervorgehen, die zu Gametophyten heranwachsen (Pf. 16). Überblicken wir die Ergebnisse Sörgels an den beiden Arten, so zeigt sich — wie wir dies auch bei den Ascomycetes immer wieder sehen werden —, daß an ein und derselben Art, ja sogar an ein und demselben Individuum, alle nur erdenklichen Sexualvorgänge verwirklicht sein können. Der Geschlechtsprozeß ist bei den Pilzen in den meisten Fällen kein starrer, sondern ein sehr wandlungsfähiger; er kann nach der Regel ablaufen oder zahlreiche mehr oder minder weitgehende Abweichungen aufzeigen, die bei unvollständigen Einzeluntersuchungen zu starken Widersprüchen der einzelnen Autoren führen müssen. Aus widersprechenden Angaben kann daher nicht ohne weiteres auf falsche Untersuchungen geschlossen werden, sondern vielmehr auf

unvollständige, was bei der großen Labilität des Sexualablaufes nicht verwunderlich ist. Besonders bei den *Erysiphaceae* wird uns diese Erscheinung augenfällig begegnen.

Ähnlich wie *Allomyces* verhält sich *Rhopalomyces variabilis* Harder et Sörgel (Harder u. Sörgel 1938). Das Mycel ist durch keine Querwände unterteilt und die Zellwände ergeben Chitin-Reaktion. Aus Sporangien gehen eingeschleifige Zoosporen her vor, die ohne Kopulation zu neuen Pflänzchen heranwachsen, die ihrerseits wieder Zoosporangien erzeugen und sich als Sporophyten erweisen. An ihnen treten neben den farblosen Zoosporangien braungelbe Dauersporen auf, aus denen wieder Pflanzen mit Zoosporangien und Zoosporen hervorgehen. Doch treten verschiedene Pflänzchen auf,

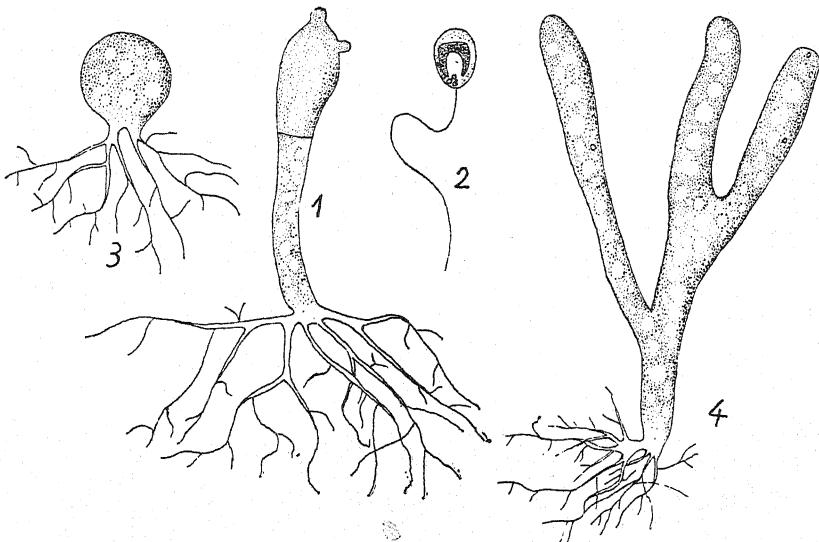


Fig. 68. *Rhopalomyces variabilis* Harder et Sörgel. 1 normale unverzweigte Pflanze mit Zoosporangium, 2 Zoospore mit sattelförmigem Körper (food body), 3 kugelige, 4 verzweigte schlauchförmige Pflanze. (Nach Harder und Sörgel.)

die teils farblose, teils orangefarbene Sporangien besitzen. Die aus diesen beiden Sporangientypen hervorgehenden Schwärmer kopulieren miteinander, die Sporangien sind also Gametangien. Die Gameten sind im Gegensatz zu denen von *Allomyces* gleich groß, also Isogameten, weswegen von den beiden Autoren *Rhopalomyces* als Vorstufe zu *Allomyces* aufgefaßt wird. Gameten aus dem gleichen Gametangium kopulieren nicht, und es liegt womöglich Diözie vor, wobei aber fraglich ist, ob diese genotypisch bedingt ist. Die Zygoten keimen ohne Ruhepause zu Sporophyten heran. Die Reduktionsteilung findet möglicherweise in den Dauersporangien statt. Die Art (wie auch *Allomyces*) besitzt antithetischen Generationswechsel. Die Gestalt der Mycelien (Fig. 68) ist sehr variabel, bald kugelig (ähnlich wie bei *Rhizidiomyces*, *Rhizophidium* usw.) oder einfach schlauchförmig oder auch verzweigt, wie bei *Allomyces*. Die beiden Autoren sehen darin eine aufsteigende Linie von den *Chytridiales* zu den *Oomycetes* (vgl. Schema der Abstammung S. 312—313).

#### B. Die Oomycetineae.

Die hier zusammengefaßten Organismen zeichnen sich vor den vorigen dadurch aus, daß die Befruchtung grundsätzlich in Form von Gametangiogamie abläuft, und zwar in anisogamer Weise. Das weibliche Gametangium ist als Oogon ausgebildet, in dem das Ei oder die Eier liegen. Das Ei wird nicht mehr durch bewegliche Gameten befruchtet, sondern durch Antheridien, deren Inhalt nicht mehr in einzelne Gameten aus-

differenziert wird. Das Antheridium keimt vielmehr mit einem Keimschlauch, dem sogenannten Befruchtungsschlauch, der die männlichen Kerne ins Gametangium und in die Eier befördert. Außer dem Verlust der beweglichen Gameten und dem Besitz von echten Antheridien zeichnen sich die hier zusammengefaßten *Oomycetes* durch die Privilegierung von bestimmten Kernen zu Sexualkernen aus. Die Eier, die Oospären, werden durch einen oder mehrere männliche Kerne befruchtet. Die befruchteten Eizellen wandeln sich zu Dauerzellen, Oosporen genannt, um. Die Keimung der Oosporen vollzieht sich mit einem Keimschlauch oder einem Keimsporangium, wie wir es z. B. bei *Polyphagus* schon gesehen haben. Bei manchen Familien treten Rückbildungen der Sexualität auf, bei einigen Formen kommt noch Hologamie vor.

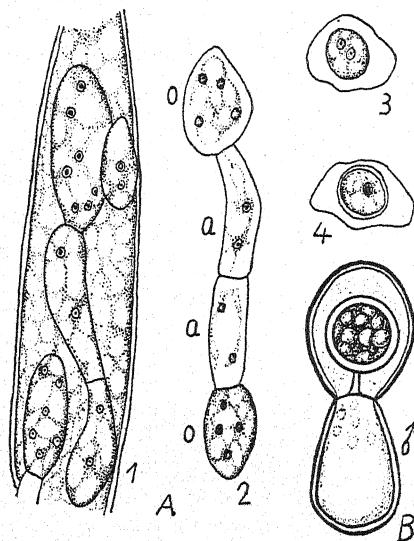


Fig. 69. *A Myzocystium vermiculum* (Zopf) Fisch. 1 Vegetationskörper in einer *Anguilla*; 2 Hyphe mit Oogonen (o) und Antheridien (a); 3—4 Zygogen. *B Myzocystium proliferum* Schenk. Vegetationskörper aus Oogon und Antheridium bestehend. (A nach Dangeard, B nach Zopf.)

Die im folgenden zu besprechenden drei Familien, die *Saprolegniaceae*, *Peronosporaceae* und *Ancylidaceae*, besitzen im Unterschiede zu den beiden vorhergenannten *Phycomyceten*-Familien zweigeläufige Zoosporen. Bei den *Ancylidaceae* ist der Thallus wenig entwickelt und geht bei der Fruchtbildung völlig in dieser auf, die Familie ist also holokarpisch. Der Oogoninhalt bildet sich bei den Hauptvertretern in eine einzige Eizelle um. Bei den *Saprolegniaceae* ist der Thallus gut ausgebildet und im Oogon entstehen aus dem wandständigen Plasma mehrere Eier; in einigen Fällen kann die Zahl der Eizellen auf eins reduziert sein. Bei der Bildung der Eizellen differenziert sich das Oogonplasma in eine innere und eine äußere Zone. Die innere Zone bildet eine große Zentralvakuoole, die äußere nimmt das Plasma und die Kerne auf und wird zu den Eizellen verwendet. Bei den *Peronosporaceae* ist eine solche Differenzierung in zwei Zonen nicht zu erkennen; wohl aber ist auch zwischen zwei verschiedenen Plasmen zu unterscheiden, nämlich einem peripheren, dem Periplasma, das offensichtlich zu vegetativen Zwecken verwendet wird, und einem inneren Plasma, dem sogenannten Gonoplasmata, aus dem die einzige Eizelle entsteht.

#### a) Die *Ancylidaceae*.

Bei den *Ancylidaceae* verläuft die Fortpflanzung in Gestalt von Gametangiogamie (Fig. 69). Der schlachtförmige, aus mehreren Zellen bestehende Vegetationskörper von *Myzocystium vermiculum* Fischer bildet aus den einzelnen Zellen entweder Sporangien, die Zoosporen entleeren (Dangeard 1906); oder die Zellen bilden sich zu Oogonien und Antheridien um. Die ersteren sind mehr tonnenförmig, letztere zylindrisch. Antheridien und Oogonien liegen nebeneinander. Das Oogon besitzt bis etwa acht Kerne, das Antheridium zwei. Letzteres treibt in das Oogon einen Befruchtungsschlauch, durch den der Inhalt in das Oogon übertritt. Es tritt nur Verschmelzung zwischen einem männlichen und einem weiblichen Kern ein, die übrigen Kerne degenerieren. Die Oognatur des weiblichen Gametangiums kommt darin deutlich zum Ausdruck, daß sich kurz vor der Befruchtung der Inhalt des Oogons von der Wand zurückzieht. Nachdem Kernverschmelzung eingetreten ist, bildet sich das Oogon zur Oospore um. Die Oospore keimt mit einem Zoosporangium, die Reduktionsteilung erfolgt kurz vor der Oosporenkeimung.

*Lagenidium Rabenhorstii* Zopf hat einen ähnlichen Entwicklungsgang (Fig. 70). Das Antheridium treibt in das Oogon einen Kopulationsschlauch und der Oogoninhalt

rundet sich vor der Befruchtung ab. Die Art ist monözisch. Der Übertritt des Antheridieninhaltes in das Oogon ist beobachtet. Vielfach sind die einzelnen Individuen einzellig

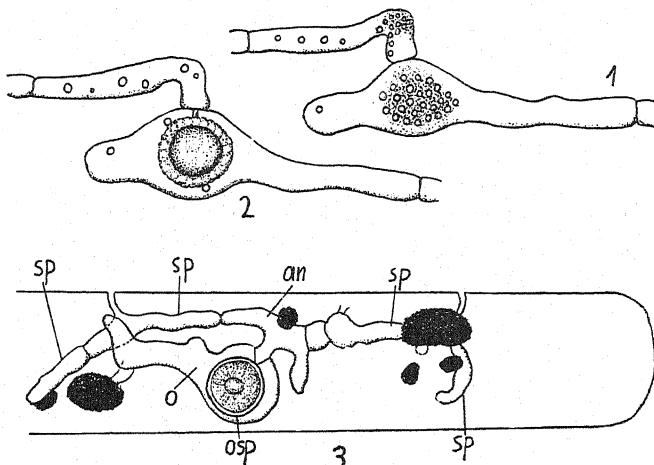


Fig. 70. *Lagenidium Rabenhorstii* Zopf. 1 Kopulation zwischen Antheridium und Oogon, 2 Oosporenbildung im Oogon, 3 Individuum mit Zoosporangien (sp), Antheridien (an), Oogon (o) und Oospore (osp).  
(Nach Zopf.)

und es kommt dann zur Verschmelzung zweier getrennter Individuen, so daß Diözie vorausgesetzt wird. In diesem Falle ist das Antheridium als eine Anhangszelle (ähnlich wie bei *Olpidiopsis*) am befruchteten Oogon zu sehen. Von *Olpidiopsis* unterscheidet sich aber der Befruchtungsvorgang dadurch, daß der Oogoninhalt sich bei der Zygotengenbildung abrundet und das Antheridium in das Oogon einen Befruchtungsschlauch treibt. Aus diesen beiden Gründen liegt keine Gametogamie wie bei *Olpidiopsis*, sondern eine echte Oogamie vor. Bei anderen Arten von *Lagenidium* scheint Diözie vorzukommen (*L. pygmaeum* (?), *L. brachystomum* u.a.). Nach Serbinow (1924) scheint bei *Lagenidium sacculoides* Serb. Isogamie vorzukommen; allerdings steht der endgültige Beweis noch aus.

Das Mycel von *Ancylistes Closterii* Pfitz. ist mehrzellig. Zwischen einer dünneren und einer dickeren Hyphe kommt es zu Befruchtungsvorgängen, indem die dünne Hyphe einen Schlauch zur dickeren hinfreibt, der mit dieser in Verbindung tritt (Figur 71). Das Antheridium besitzt zuletzt vier Kerne, die in die weibliche Zelle überwandern (ein Kopulations-schlauch wird vom Antheridium in das Oogon nicht getrieben). Nach dem Übertritt des Antheridieninhaltes zieht sich der Oogoninhalt von der Wand zurück; die

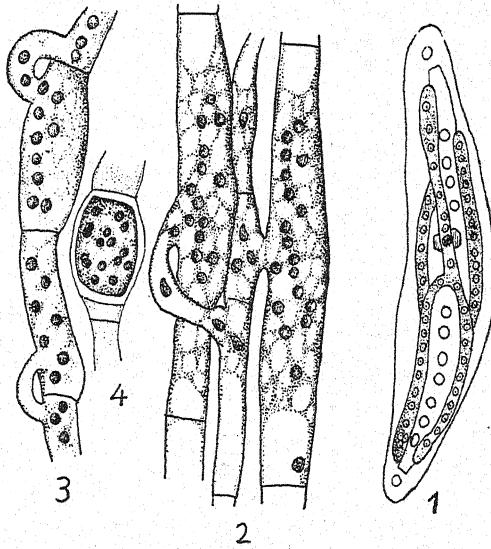


Fig. 71. *Ancylistes Closterii* Pfitz. 1 Individuum in Closterium parasitierend, 2 Kopulation verschiedener Hyphen, 3 zwischen je zwei Nachbarzellen, 4 reife Oospore. (Nach Dangard.)

Zelle ist inzwischen bauchig angeschwollen. Der Oogoninhalt wird zur Oospore. Die Kerne verschmelzen nicht sofort, sondern wahrscheinlich erst kurz vor der Keimung der Oospore. Ob alle männlichen Kerne mit weiblichen verschmelzen, ist unbekannt. Nach Pfitzer (1872) soll der Pilz diözisch sein; doch hat Dangeard (1906) beobachtet, daß auch zwei anliegende Zellen eines Fadens miteinander verschmelzen können, so daß Monözie sicher ist, wenigstens für die Rasse, die Dangeard vorlag.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß bei den *Acylistaceae* typische Oogamie zwischen einem Oogon und einem Antheridium vorkommt. Bei *Myzocystium* ist bereits eine Privilegierung eines männlichen und eines weiblichen Kerns als Sexualkern zu sehen. Inwieweit dies auch bei anderen Formen zutrifft, müssen erst zytologische Untersuchungen zeigen.

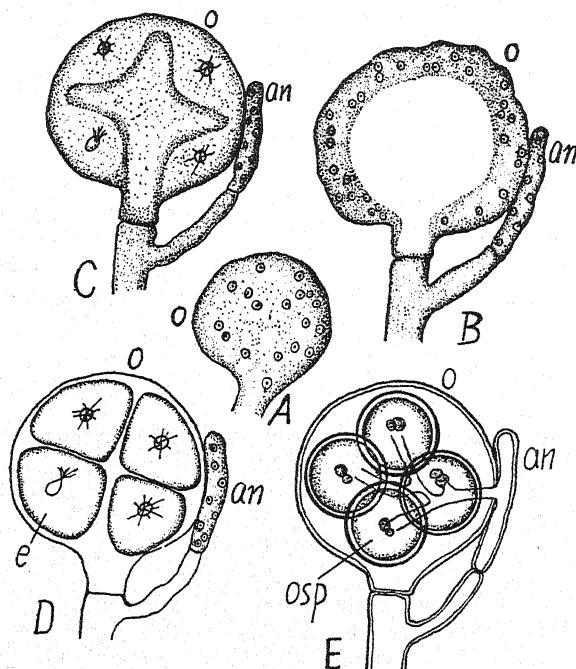


Fig. 72. Befruchtung bei *Saprolegnia* (halbschematisch). A junges Oogon; B Oogon (o) und Antheridium (an); C desgleichen, Oogon (o) mit 4 Elkernen; D vier einkernige Eier im Oogon; E reifes Oogon (o) mit vier Oosporen (osp), Antheridium (an) hat seine Kerne mittels Befruchtungsschläuche in die Eier entleert. (Nach Claussen.)

zoosporen können den primären völlig gleichgestaltet sein. In der zweiten Phase unterdrückt und aus dem Zoosporangium kommen wie bei *Saprolegnia* Zoosporen zum Vorschein, die endständige Geißeln haben und birnförmig gestaltet sind. Die Zoosporen keimen sofort zu einem Mycel aus; das zweite Stadium, das sich durch nierenförmige und lateral gebeißelte Zoosporen auszeichnet, ist in Fortfall gekommen. Bei den Gattungen *Achlya* und *Thraustotheca* ist umgekehrt das erste Stadium im Fortfall gekommen. Es ist aber zu beachten, daß trotzdem ein Planetismus vorliegen kann, der eben nicht an einen Dimorphismus gekettet ist.

Die geschlechtliche Fortpflanzung sei an einem typischen Fall besprochen, bei *Saprolegnia*. Nach Claussen (1908) besitzen die *Saprolegnia*-Arten folgenden Entwicklungsgang: Die Oogonien sind meist endständig (Fig. 72). Das junge, noch nicht von der Traghyphe durch eine Querwand abgegrenzte Oogon ist mehrkernig. Dann tritt inmitten des Oogons eine große Vakuole auf und das Plasma wird an die Wand

### b) Die *Saprolegniaceae*.

In morphologischer Hinsicht zeichnen sich die *Saprolegniaceae* durch den Besitz von Zoosporen aus, die einen merkwürdigen Entwicklungszyklus durchmachen, der als Planetismus (Mono-, Diplanetismus) bezeichnet wird. Die aus dem Zoosporangium fortschwimmenden Zoosporen umgeben sich nach einer kurzen Schwimpperiode mit einer Membran und machen eine kürzere Ruheperiode durch. Dann sprengen sie die Membran und schwimmen wieder als Zoosporen davon. In manchen Fällen sind die sekundären Schwärmer von den primären verschieden gestaltet (Dimorphismus). Dimorphismus ist aber nicht notwendigerweise mit Diplanetismus gekoppelt, sondern die Sekundär-

gedrückt. Viele der Kerne gehen zugrunde. Die restlichen Kerne schwollen an und machen eine synchrone Kernteilung durch. Um einige der Tochterkerne bilden sich dann Plasmaballen und es entstehen so die einkernigen Eier. *Dictyuchus*, *Leptolegnia*, *Aphanomyces* und andere haben nur ein Ei je Oogon; *Saprolegnia*, *Achlya*, *Aplanes*, *Thraustotheca* haben mehrere Eier. Die Antheridien entstehen unter dem Oogon und legen sich diesem an. Das Ende der Antheridien grenzt sich durch eine Wand ab und die Kerne teilen sich gleichzeitig mit den Oogonkernen. Das vielkernige Antheridium treibt nun einen Befruchtungsschlauch in das Oogon, der sich verzweigt. Die einzelnen Zweige des Kopulationsschlauches legen sich je einem Ei an und bohren sich in dasselbe ein. In jede Eizelle wird ein Kern entleert, die restlichen Kerne degenerieren. In der reifenden Oospore tritt Kernverschmelzung ein. Nach einer längeren Ruheperiode keimt die Oospore mit einem Keimschlauch, der entweder zur Mycel- oder zur Sporangiumbildung oder unmittelbar zur Bildung von Geschlechtsorganen schreiten kann.

Hinsichtlich der Geschlechtsorganverteilung lassen sich androgyne und dikline Formen unterscheiden. Androgynie liegt dann vor, wenn Antheridium und Oogon nahe beisammen liegen und dem gleichen Myzelzweig angehören, Diklinie, wenn die beiden Organe an verschiedenen Myzelästen entstehen. Die Ausdrücke sagen aber nichts über Monözisch oder Diözisch aus. Androgyne Formen müssen natürlich stets monözisch sein. Dikline Formen können monözisch oder diözisch sein; entscheidend ist, ob die beiden Sexualorgane aus einer einkernigen Zoospore hervorgegangen sind oder nicht. Es kann vorkommen, daß aus einem Oogon Seitenzweige entspringen, von denen der eine wieder zu einem Oogon, der andere aber zu einem Antheridium wird, wie z. B. bei *Achlya americana* Humph. (Humphrey 1892). Ferner kann man beobachten, daß ein Antheridium mit einem Oogon in Verbindung tritt und dieses auch befruchtet, daß aber die Spitze des Antheridiums weiterwächst und sich zu einem Oogon umbildet (Fig. 73 A). Die Differenzierung der Sexualorgane ist daher nicht scharf ausgeprägt. Den letzten Fall beobachtete Humphrey bei *Achlya americana* Humphr. und Maurizio (1889) bei *Saprolegnia furcata* Maur. Auch die Entstehung der Antheridien kann eine verschiedene sein; so kann es unterhalb des Oogons entspringen (*Saprolegnia asterophora*,

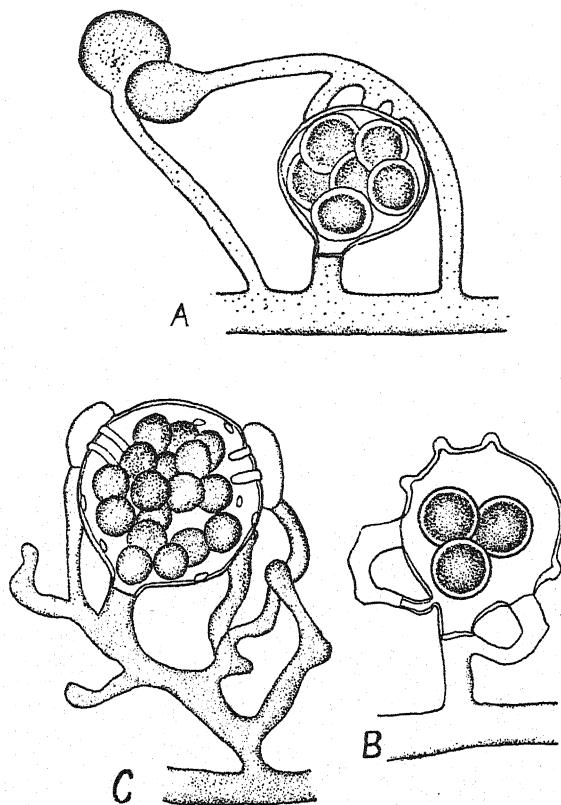


Fig. 73. A *Achlya americana* Humphrey. Das Antheridium hat Befruchtungsschläuche in das mehrelige Oogon entsandt, der Scheitelast ist weitergewachsen und zu einem Oogon angewachsen. B *Achlya racemosa* Hildebr. Rechts ein hypogynes Antheridium, links ein paragynes, aus dem Oogon entspringendes Antheridium, im Oogon drei Oosporen. C *Saprolegnia monoica* Pringsh. Im Oogon mehrere Eier: mehrere Antheridien haben Befruchtungsschläuche ins Oogon entsandt. (A nach Humphrey, B nach Coker, C nach Pringsheim.)

Fig. 73. A *Achlya americana* Humphrey. Das Antheridium hat Befruchtungsschläuche in das mehrelige Oogon entsandt, der Scheitelast ist weitergewachsen und zu einem Oogon angewachsen. B *Achlya racemosa* Hildebr. Rechts ein hypogynes Antheridium, links ein paragynes, aus dem Oogon entspringendes Antheridium, im Oogon drei Oosporen. C *Saprolegnia monoica* Pringsh. Im Oogon mehrere Eier: mehrere Antheridien haben Befruchtungsschläuche ins Oogon entsandt. (A nach Humphrey, B nach Coker, C nach Pringsheim.)

*Achlya hypogyna*), oder es kann dem Oogon selbst entspringen (*Achlya racemosa*, *Aplanes Braunii* var. *Mindenii*), oder sie entspringen an Haupthyphen, denen Nebenhyphen aufsitzen, die mit einem Oogon enden (*Achlya americana*, *A. Debaryana*). Mitunter können alle Fälle an einer einzigen Art vorkommen (vgl. Fig. 73).

*Saprolegnia Thureti* de Bary und *S. mixta* de Bary besitzen nach Mäckel (1928) sowohl bei der apandrischen wie bei der geschlechtlichen Form einkernige Oogonanlagen. Bei der apandrischen Form entwickeln sich die Eizellen ohne Befruchtung zu dickwandigen Oosporen; die Eier der antheridientragenden Form werden durch einen Kern des Antheridiums befruchtet. Bei *Brevilegnia dictina* enthält das Oogon nur ein Ei, das vom nächstliegenden Antheridium befruchtet wird. Ein Befruchtungsschlachtritt nicht in Erscheinung, sondern der männliche Kern tritt durch ein Loch an der Berührungsstelle direkt ins Oogon über. Manche junge Oogonien besitzen mehrere Kerne (Cooper 1929). Die an Seitenzweigen entstehenden Oogonien von *Achlya hypogyna* Coker et Pemberton werden von Antheridien benachbarter Hyphen oder von hypogynen Antheridien des gleichen Fadens befruchtet. Die jungen Oogonien sind anfangs vielkernig, später bildet sich eine Centrosphaere heraus, deren Kernzahl 4—16 betragen kann (Cooper 1929). Ob mehrere männliche Kerne die Befruchtung vollziehen, scheint ungewiß zu sein. Die Befruchtung vollzieht sich mittels Befruchtungsschlüsse. Die jungen Oogonien von *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Kützing lassen bald eine Zentralvakuole erkennen, und die Kerne sind in dem wandständigen Plasmabelag gelagert. Beim Auftreten der Vakuole degeneriert ein Teil der Kerne, die restlichen Kerne teilen sich synchron und anschließend gehen wieder Kerne zugrunde, bis auf die, welche zur Eierbildung verwendet werden (Hoehn 1934/35). In dem Plasma werden nunmehr die Eier als Höcker gebildet, zwischen denen Plasmabrücken vorhanden sind. Der junge Eikern hat Tropfenform und liegt nahe der Eioberfläche. Bei der Kernteilung tritt eine Strahlenfigur auf, die nach vollzogener Eibildung verschwindet. Nunmehr wandert der Eikern in die Mitte zurück. In jede Oospore tritt nur ein männlicher Kern über. Die lange Zeit für parthenogenetisch gehaltene *Saprolegnia latevica* Apinis weist in Wirklichkeit Befruchtung durch Planogameten auf und wird daher von Apinis (1935) zu einer neuen Gattung *Archilegnia* Apinis erhoben. Sie ist zu den *Monoblepharidinae* zu stellen, falls die Angabe über die Planogametenbefruchtung zutrifft.

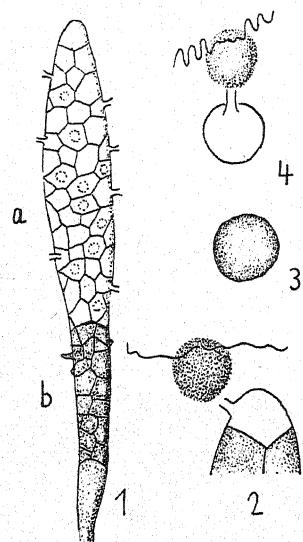


Fig. 74. *Dictyuchus monosporus* Leitg. 1 ein entleertes (a), sog. Netzsporangium und ein junges (b) Sporangium; 2 Entfernung einer Zoospore aus dem apikalen Teilsporangium; 3—4 Entzierung und Keimen der Zoosporen. (Nach Weston.)

erhoben. Sie ist zu den *Monoblepharidinae* zu stellen, falls die Angabe über die Planogametenbefruchtung zutrifft.

Die dikline Art *Saprolegnia dioica*, die diözisch sein sollte, kann in Einsporkulturen Antheridien und Oogone besitzen, ist daher nicht diözisch. Dagegen ist Diözie bei *Dictyuchus monosporus* Leitg. erwiesen (Fig. 74). Die Art ist streng diklin. An bestimmten Ästen entstehen nur Oogonien, an anderen nur Antheridien. Couch (1926) hat nun solche Geschlechtsorgane abgetrennt und einzeln aufgezogen. Aus ihnen gingen gleichaussehende Mycelien hervor, die keine Geschlechtsorgane ausbildeten und steril blieben. Wurden aber Mycelien zusammengeimpft, von denen das eine von einem männlichen, das andere von einem weiblichen Sporangium abstammte, so trat reichliche Geschlechtsorganbildung auf. Couch hat eine Reihe von isolierten männlichen und weiblichen Sporangien großgezogen und gegeneinander geprüft. Dabei zeigte sich, daß nicht alle männlichen Mycelien mit allen weiblichen kopulieren konnten und daß auch bei den Kombinationen, bei denen Fruchtung auftrat, die Kopulationen verschieden intensiv verliefen. Es zeigte sich also die gleiche Erscheinung, die bei *Phycomyces* von Blakeslee beobachtet wurde, und die Verhältnisse erinnern an diejenigen bei *Ectocarpus*, also

an relative Sexualität (Hartmann). Bei dem Material von Couch befand sich ein Stamm N, der im Gegensatz zu den übrigen Oogonien ausbildete, ohne daß es einer Anregung durch Antheridien bedurfte. Wurde dieser Stamm mit dem weiblichen Stamm A kombiniert, so bildeten beide Stämme Oogonien und N außerdem noch Antheridien, die mit den Oogonien des Stammes A in Verbindung traten und diese zu Oosporenbildung veranlaßten. Der scheinbar weibliche Stamm N ist entweder ein Monözist und die Antheridien werden nur dann ausgebildet, wenn ein starker weiblicher Stamm die männlichen Potenzen zur Entfaltung bringt, oder es mußt sich um einen selbststerilen Miktohaplonten handeln (vgl. *Sordaria fimicola*.) Von Interesse ist die Kenntnis der Oosporenkeimung bei *Dictyuchus*. Wenn der Pilz nämlich wirklich diözisch, und zwar genotypisch diözisch ist, so fragt sich, wo die Aufteilung in die einzelnen Geschlechter stattfindet.

Couch brachte Zygoten zum Keimen und isolierte die Mycelien. Er kombinierte nun verschiedene aus verschiedenen Oosporen stammende Mycelien. Außerdem schnitt er aus einzelnen Mycelien Stücke heraus, zog diese getrennt auf und kombinierte sie später wieder. Dabei zeigte sich, daß Keimmycelien und Teile von älterem Mycelien entweder eingeschlechtig oder gemischtgeschlechtig waren. Letztere regten die mit ihnen kombinierten Mycelien zur Bildung von Antheridien oder Oogonien an, je nach der sexuellen Natur der Testmycelien, und bildeten selbst Antheridien, wenn sie mit einem Weibchen, und Oogonien, wenn sie mit einem Männchen gepaart wurden. Daraus könnte man mit Kniep den Schluß ziehen, daß die gemischtgeschlechtigen Mycelien ursprünglich männliche und weibliche Kerne enthalten. Die beiderlei Kerne unterliegen hinsichtlich der lokalen Verteilung und Teilungsgeschwindigkeit Schwankungen. Es kann eine Kernsorte die Oberhand gewinnen, und das Mycel erscheint eingeschlechtig. Die stärkere oder schwächere Tendenz des einen oder anderen Stammes hängt von dem Mischungsverhältnis der beiderlei Kerne ab. Mit dieser Annahme läßt sich in Einklang bringen, daß ein Teil des Mycels ein Mischmycel, ein anderer ein reines Mycel sein konnte. Von 15 Einspormycelien, die aus einem Sporangium stammten, waren 5 rein weiblich, 9 gemischtgeschlechtig, 1 verhielt sich „neutral“. Nach 6 Wochen ergab eine erneute Prüfung, daß von den 9 gemischtgeschlechtigen Mycelien nunmehr 2 rein männlich, von den 5 weiblichen 2 gemischtgeschlechtig waren, und daß das „neutrale“ Mycel nunmehr mit dem männlichen und weiblichen Teststamm reagierte. Wie können aber aus einkernigen Zoosporen gemischtgeschlechtige Mycelien entstehen? Leider stehen die zytologischen Untersuchungen der Zoosporen aus. Da mitunter beträchtliche Schwankungen in der Zoosporengröße zu beobachten sind, ist es nicht ausgeschlossen, daß ein Teil der Zoosporen zwei- oder mehrkernig ist und daß aus solchen mehrkernigen Zoosporen sich die gemischtgeschlechtigen Mycelien ableiten. In der Natur treten nun merkwürdigerweise keine gemischtgeschlechtigen Mycelien auf, sondern es liegt strenge Diözie vor. Offensichtlich muß sehr früh eine Trennung der Geschlechter eintreten, vielleicht dadurch, wie Kniep annimmt, daß die Mischmycelien nicht lebensfähig sind und zugrunde gehen. Man könnte sich vorstellen, daß ein gemeinsamer Sterilitätsfaktor die beiden Kernsorten nicht lebensfähig macht, so daß die Mycelien mit beiden Kerntypen zugrunde gehen, dass aber, wenn es durch Zufall zur Trennung der beiden Kerntypen auf verschiedene Hyphen kommt, die Mycelien mit männlichen und weiblichen Sektoren weiterleben können. Daß eine solche Trennung vorkommen kann, zeigen die Versuche von Couch, sowie die Ergebnisse an Miktohaplonten. Im Grunde dürfte *Dictyuchus* ebenfalls ein selbststeriler Miktohaplont sein, der als solcher nur dann lebensfähig ist, wenn die beiden Kerntypen, die männlichen und die weiblichen, auf verschiedene Mycelpartien zufällig verteilt werden. Dafür spricht das Vorkommen von Mycelien, die teils männlich, teils weiblich sind, daß aber gemischtgeschlechtige Mycelien in der Natur nicht vorkommen.

Außer Antheridienbefruchtung scheint bei einigen *Saprolegniae* apandrische Entwicklung vorzukommen, vielleicht auch parthenogenetische Entwicklung (*Saprolegnia Thureti*, Trow 1895; Mäckel 1928).

Bei *Achlya bisexualis* isolierte Raper (1936) männliche, weibliche und gemischtgeschlechtige Stämme. Bei den letzteren sind die Oogonien und Antheridien normal ausgebildet, während die männlichen und weiblichen Mycelien sich durch die Dicke der Hyphen unterscheiden. Dauersporen (Oosporen) werden nur von den weiblichen ge-

bildet. Einige Stämme waren vollkommen steril. Bei den weiblichen Stämmen scheinen verschiedene starke Geschlechtsvalenzen vorzukommen. Die zytologischen Verhältnisse decken sich mit denen der übrigen Arten.

Anhangsweise sei noch die Gattung *Araiospora* erwähnt, die zwar zu den *Saprolegniaceae*, zur Unterfamilie der *Leptomitioideae*, gestellt wird, deren Oosporen sich aber ähnlich entwickeln wie die der *Peronosporaceae*. Bei *Araiospora pulchra* Thaxt. besitzen nach King (1904) die jungen Oogonien bis zu 50 Kerne (Fig. 75). Das Plasma wandert bei Beginn der Oogenentwicklung mit den Kernen zur Oogonperipherie, während

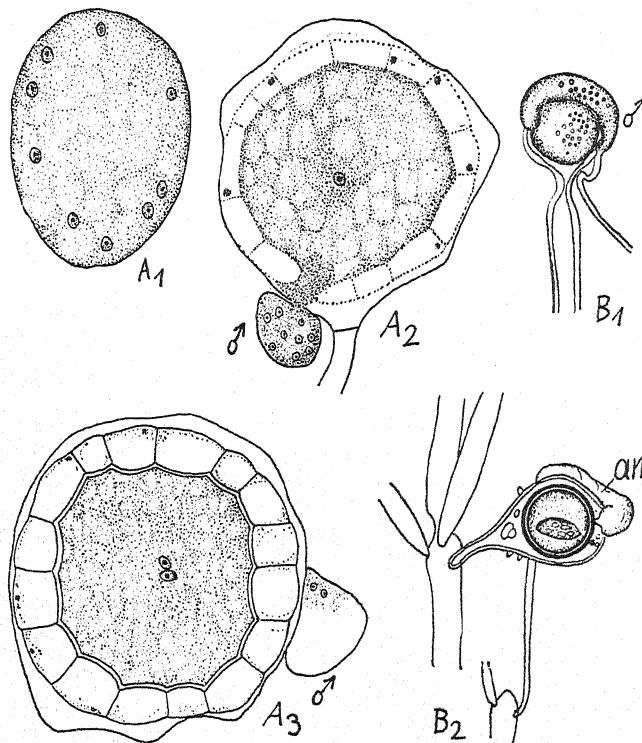


Fig. 75. *A* *Araiospora pulchra* Thaxt. 1 Junges Oogon mit peripheren Kernen; 2 im Oogon eine zentrale Eizelle und Kernübertritt aus dem Antheridium; 3 zweikernige Oospore mit peripheren „Wabenzellen“, im Antheridium die degenerierenden Restkerne. *B* *Sapromyces Reinschii* Fritsch. 1 Oogon mit Antheridium; 2 im Oogon eine Oospore, Antheridium leer. (*A* nach King, *B* aus Gwynne-Vaughan.)

das Innere vakuolisiert wird. Dann wandert das Plasma größtenteils wieder zur Mitte zurück, aber ohne die Kerne, und bildet in der Oogonmitte einen Plasmaballens aus (ähnlich dem Coenozentrum der *Peronosporaceae*). Inzwischen scheinen sich die am Rande lagernden Kerne einmal zu teilen. Ein Kern wandert nunmehr in die Mitte des Plasmaballens und wird zum Eikern; die andern bleiben am Rande des Oogons, das sich in eine Reihe peripherer Zellen teilt. Das Antheridium besitzt ebenfalls mehrere Kerne, die sich nochmals teilen. Bei der Befruchtung tritt aber nur ein Antheridiumkern in das Oogon über. Ein Befruchtungsschlachtröhre wird nicht gebildet, aber das Oogon bildet einen sog. Empfängnisfleck aus, was an die *Peronosporaceae* erinnert und wieder für die *Peronosporaceen*-Natur von *Araiospora* spricht. Die Kernverschmelzung scheint erst bei der Oosporenkeimung zu erfolgen. Über die Keimung ist nichts bekannt. Die

Gattung *Rhipidium* dürfte sich ähnlich verhalten. Die Antheridien entspringen hypogyn, es liegt also Monözie vor.

Rückblickend stellen wir fest, daß bei den *Saprolegniaceae* reine Antheridienbefruchtung stattfindet. Der Antheridieninhalt wird nicht mehr in Gameten umgebildet. Das Antheridium treibt in die Oogonien und zu den oft in der Mehrzahl vorhandenen Eizellen einen Befruchtungsschlauch, durch den ein Antheridiumkern in die Eizelle entsandt wird. Die Antheridien sind zwar mehrkernig, aber nur bestimmte Kerne dienen als Sexualkerne; bei den Formen, bei denen durch ein Antheridium nur ein Ei befruchtet wird (bei den eineigen Oogonen), ist nur ein einziger Kern des Antheridiums als Sexualkern privilegiert. Ebenso dient nur ein Kern in den anfänglich mehrkernigen Oospaaren als weiblicher Kern (Eikern).

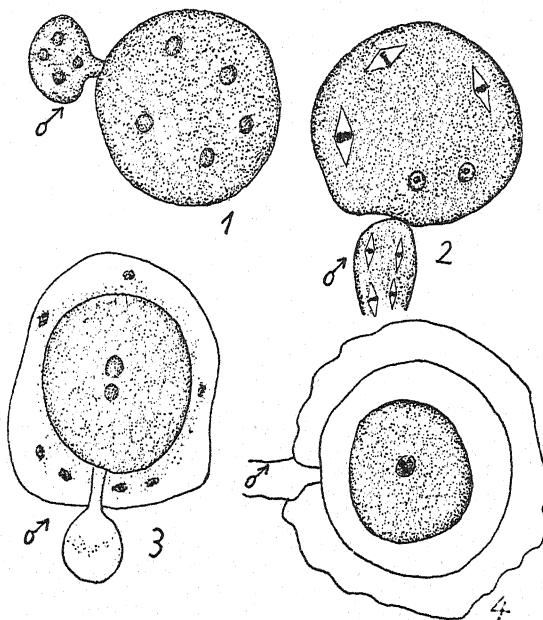


Fig. 76. *Pythium Debaryanum* Hesse. 1 Junges Oogon mit Antheridium; 2 synchrone Kernteilungen im Oogon und Antheridium; 3 der Antheridiumkern ins eineige Oogon übergetreten; 4 Oogon mit Oospore und leerem Antheridium.  
(Nach Miyake.)

chend auch mehrere Antheridienkerne in die Eizelle übertreten.

Aus der Unterfamilie der *Pythioideae* sei als Beispiel die Fortpflanzung von *Pythium Debaryanum* Hesse besprochen (Fig. 76). Nach Miyake (1901) ballt sich das Plasma des vielkernigen Oogons in der Mitte zu einem Ooplasma zusammen, während an der Peripherie nur wenig Periplasma zurückbleibt. Alle Kerne wandern in das Periplasma hinaus. Später wandert einer wieder in das Ooplasma hinein, die übrigen gehen zugrunde. Inzwischen gehen auch im Antheridium alle Kerne bis auf einen zugrunde. Das Antheridium treibt in das Oogon einen Befruchtungsschlauch und der Antheridiumkern tritt in die Eizelle über (bei *P. ultimum* [Trow 1901] geht nur ein Kern von den vielen in das einkernige Oogon über), lagert sich dem weiblichen Kern an, verschmilzt aber erst später mit diesem. Die Keimung der Oospore erfolgt mit einem Keimschlauch, der zu einer Hyphe heranwächst (bei anderen Arten erfolgt die Keimung mit einem Zoosporangium, so bei *P. proliferum*, *P. palmivorum*; bei *P. vexans* unmittelbar mit Zoosporen). Eine gleiche Entwicklung besitzt *Rheosporangium aphanidermatum* Edis. (Edison 1915). [Der Pilz ist identisch mit *Pythium aphanidermatum* Fitzp.].

*Aphanomyces cochlioides* Drechsler bildet endständige Oogonien. Weiter unterhalb entspringen Hyphen, die an ihrem Ende die Antheridien tragen. Dabei sind beide Organe stets auf verschiedene Hyphen verteilt (Diklinie); androgynie Verhältnisse wurden nicht beobachtet (Drechsler 1929). Die jungen Oosporen liegen stets in der Nähe der Stelle, an der die Antheridien die Oogonoberfläche berühren. Das Antheridium treibt in die Oospore einen kurzen Befruchtungsschlauch und entleert seinen Inhalt in die Oospore. Ebenso verläuft die Befruchtung bei *Aphanomyces cladogamus* Drechsler, bei dem der Oogenstiel meist den Antheridienzweig umschlingt. Die Antheridien stehen diklin wie vorher, oder androgyn (auf dem Oogenast). Ebenso umschlingt der Oogenstiel den Antheridiumzweig bei der Art *A. campostylus* Drechsler. Die Antheridien sind meist diklin angeordnet. Die Befruchtung erfolgt wie bei den vorigen Arten. Die Oospore keimt mit einem Mycel oder mit einem unverzweigten Keimsporangium, das etwa 10 bis 17 Zoosporen entlässt. Während Kendrick bei *Aph. Raphani* Kendr. androgynie Antheridien feststellte, sah Drechsler nur dikline Antheridien, die an Hyphen entspringen, deren Ursprung nicht feststellbar, aber sehr weit von der Oogonhyphe entfernt ist. Die Befruchtung verläuft wie bei den vorigen Arten. *Plectospora gemmifera* Drechsler besitzt meist terminal stehende Oogonien. An einem Oogen sind bis zu 65 Antheridien zu beobachten, von denen der größte Teil rudimentär ist. Die funktionellen sind im Gegensatz zu den rudimentären von der Traghyphe durch eine Wand abgegrenzt. Die Antheridien entstehen diklin.

Als Vertreter der *Pythioideae* sei ferner *Phytophthora erythroseptica* Peth. angeführt (Murphy 1918). Die jungen Antheridien sind vielkernig. Die Oogonien entstehen zwar am gleichen Mycel (also monözisch), aber doch an anderen Hyphen (Diklinie). Die zunächst kleineren Oogonien wachsen, sobald sie auf ein Antheridium treffen, durch dieses hindurch (Fig. 77). Finden sie kein Antheridium, so hören sie zu wachsen auf (nur bei *Ph. infestans* (Mont.) De Bary entwickeln sie sich nach Murphy parthenogenetisch weiter). Nach dem Durchwachsen des Antheridiums schwollt das Oogen an und erhält von der Traghyphe das gesamte Plasma und bis zu 100 Kerne. Es grenzt sich meist nicht durch eine Querwand von der Traghyphe ab; doch scheint es ein Kallus von dieser abzugrenzen. Der größte Teil der Kerne geht nun sowohl in den Antheridien als in den Oogonien zugrunde. Alle restlichen Kerne, bis auf einen, wandern an die plasmarme Peripherie des Oogens. Der zentrale Kern teilt sich, und der eine Tochterkern geht, ebenso wie die peripheren Kerne, zugrunde. Im Antheridium teilen sich die Kerne, und alle bis auf einen degenerieren. Am Oogen entsteht nun ein Empfängnisfleck, indem die Wand an einer bestimmten Stelle allmählich aufgelöst wird. Das Antheridium entsendet einen Befruchtungsschlauch in das Oogen, und der Kern tritt mit einem Teil des Plasmas in das Oogen über. Die beiden Kerne verschmelzen jedoch erst später. Die Oospore keimt je nach den Bedingungen mit einem Keimschlauch, der zum Mycel wird oder eine Konidie abschnürt. Wird das Antheridium, wie bei *Ph. erythroseptica*, vom Oogen durchwachsen, so heißt es „amphigynes Antheridium“; treten die Oogonien aber seitlich mit den Antheridien in Verbindung (wie es neben der Durchwachung bei *Ph. Syringae* Kleb. vorkommen kann), so spricht man von paragynen Antheridien.

Leonian (1931) isolierte 85 Linien von *Phytophthora omnivora* de Bary, wovon sich eine 1. Gruppe von 48 Linien als diözisch erwies, eine 2. Gruppe als inkonstant, d. h. nur unter sehr engen Bedingungen sexuell reagierte, eine 3. Gruppe monözisch war und eine 4. aus neutralen Mycelien bestand, bei denen nie sexuelle Reaktionen erfolgten, auch nicht bei Paarungen. Wurden männliche und weibliche Mycelien dauernd in ein und derselben Kultur gehalten, so ließ die Oosporenbildung bald nach und die beiden verschiedengeschlechtigen Mycelien trennten sich. Das verschiedene Verhalten der einzelnen Gruppen lässt vermuten, daß es sich möglicherweise bei der Art *Ph. „omnivora“* um ein Artengemisch handelt, etwa, wie Kniep (1928) annahm, um ein Gemisch von *Ph. Cactorum* (Leb. et Cohn) Schröt. und *Ph. Fagi* Hartig.

Alle übrigen *Phytophthora*-Arten scheinen monözisch zu sein, wenn sie vielfach auch streng diklin sind. Nur bei *Ph. Faberi* könnte möglicherweise Diözie vorliegen (Gadd 1924). Ashby (1922) hat eine Reihe von Stämmen verschiedener Wirtspflanzen isoliert

und in Kultur genommen (so von Kakaobaum, Kokospalme und Baumwoll-Kapseln, als Ca, Co und B bezeichnet). Für sich bilden die einzelnen Stämme niemals Geschlechtsorgane. Bei bestimmten Kombinationen (z. B. Ca  $\times$  Co, Ca  $\times$  B, nicht aber Co  $\times$  B) traten Geschlechtsorgane (Oogonien und amphigyne Antheridien) auf. Die Mycelien stammten in Ashbys Versuchen aus Jamaika. Gadd führte ähnliche Ver-

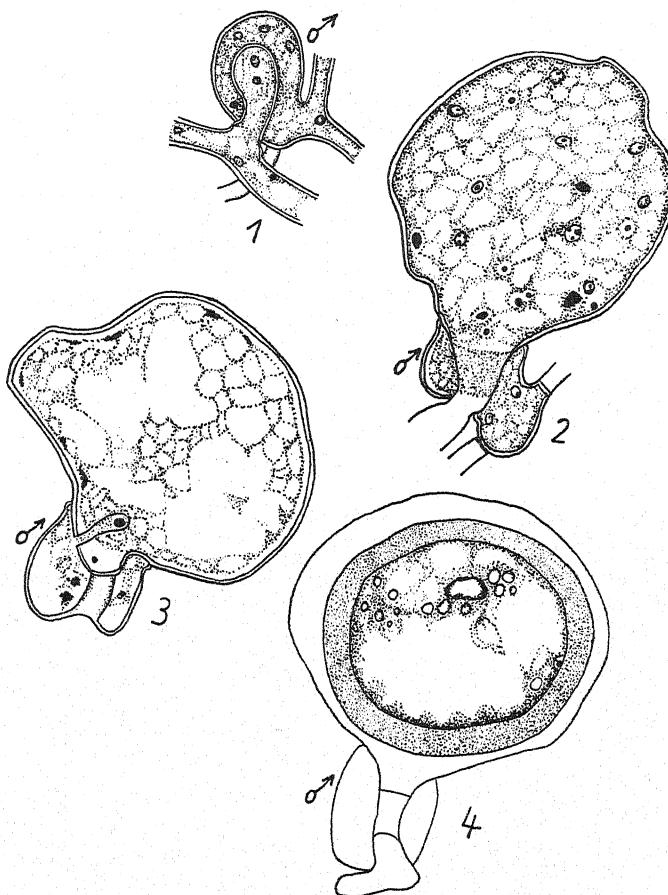


Fig. 77. *Phytophthora erythroseptica* Peth. 1 Das kleinere Oogon in das größere Antheridium eingedrungen; 2 das Oogon hat das nunmehr kleinere Antheridium durchwachsen; 3 das Antheridium hat ins Oogon einen Befruchtungsschlauch getrieben, der einen Kern enthält; 4 Zygote mit Zygotenkern. (Nach Murphy.)

suche mit Mycelien des Pilzes aus Ceylon aus. Er hatte Stämme von *Theobroma*, *Carica*, *Hevea*, *Dendrobium*, *Artocarpus* und *Odontadenia*. Alle diese Stämme bildeten für sich keine Geschlechtsorgane. Bei bestimmten Kombinationen traten jedoch solche zu Tage (die einzelnen Mycelien können aber fast alle Wirte infizieren). Gadd schließt daraus, daß die einzelnen Herkünfte verschiedenen Geschlechtern angehören, daß also Diözie vorliegt. Er glaubt, daß es sich bei den aufgetretenen Oosporen um Bastardzygoten handelt. Bei einigen dürfte dies aber zweifellos nicht der Fall gewesen sein, da sie stets dem einen Elter gleichen. Es ist daher außer Diözie noch an Monözie zu denken, in der Weise, daß zwar das einzelne Mycel für sich keine Geschlechtsorgane hervorbringen

kann, aber unter dem Einfluß eines anderen Herkunftsstammes zur Bildung solcher angeregt wird. Es könnte sich also um selbststerile Miktohaplonten handeln. Wenn auch die Versuche Gadds Diözie sehr wahrscheinlich machen, bewiesen ist sie nicht. Bei der Kombination des Stammes von *Cocos* und *Theobroma* auf Ceylon hat Gadd (1927) ein negatives Ergebnis erhalten. Ashby hatte bei der gleichen Kombination mit Stämmen aus Jamaica positive Ergebnisse. Gadd kreuzte weiterhin den Stamm von *Cocos* mit dem Stamm von *Odontadenia* (beide aus Ceylon) mit Erfolg. Der *Odontadenia*-Stamm kopulierte aber mit dem *Theobroma*-Stamm. Daraus kann geschlossen werden, daß die Stämme *Cocos* und *Theobroma* aus Ceylon gleiches Geschlecht besitzen, aber ein anderes als die Stämme *Cocos* und *Theobroma* aus Jamaica. Nach Gadd wären dementsprechend bei den auf *Cocos* und *Theobroma* parasitierenden Stämmen die beiden Geschlechter geographisch isoliert. Innerhalb eines geographischen Gebietes sind aber die beiden Geschlechter auf verschiedene Wirtspflanzen verteilt, so auf Ceylon auf *Hevea* und *Theobroma*, auf Jamaica auf *Theobroma* und *Cocos*. Da die beiden Geschlechter

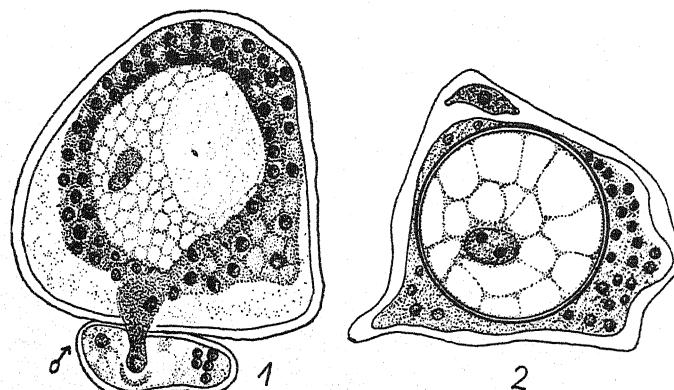


Fig. 78. *Peronospora parasitica* (Pers.) Fr. 1 junge Oospore mit einem Kern am Coenozentrum, im Periplasma viele Kerne, das Antheridium hat einen Befruchtungsschlauch ins Oogon entsandt, der einen Kern enthält; 2 Zygote mit diploidem Zygontenkern. (Nach Wager.)

den gegenteiligen Wirt nicht oder nur selten infizieren können, so scheint in der freien Natur die geschlechtliche Fortpflanzung nicht stattzufinden. Allerdings scheinen die beiden Geschlechter nicht unter allen Umständen so streng auf die Wirtspflanzen spezialisiert zu sein. Ashby (1921/22) gelang es nicht, die Stämme von *Ph. Faberi* von *Cocos* auf *Theobroma* oder umgekehrt zu übertragen. Gadd konnte jedoch den Stamm von *Hevea* auf *Theobroma*, *Carica*, *Dendrobium*, *Artocarpus* und *Odontadenia* übertragen; allerdings war die Infektionskraft stets geringer, als wenn auf den eigenen Wirt geimpft wurde. Man könnte aus dieser strengen Spezialisierung schließen, daß die Wirtspflanzen einen Einfluß auf die Geschlechter der *Ph. Faberi* haben. Doch muß berücksichtigt werden, daß der Stamm von *Cocos* mit dem von *Theobroma* in Jamaica geschlechtlich reagiert (in Ceylon nicht), so daß wenigstens in diesem Falle eine solche Beeinflussung nicht stattfindet.

Die *Peronosporoideae* zeigen eine einförmig gleiche Fortpflanzung, die im wesentlichen mit *Phytophthora erythroseptica* übereinstimmt. Sie sei an *Peronospora parasitica* (Pers.) Fr. besprochen (Wager 1890, 1900). Wie bei *Bremia*, *Basidiophora*, *Plasmopara* und *Sclerospora* sind die Antheridien und das Oogon mehrkernig (Fig. 78). Das Oogon bildet an der Berührungsstelle mit dem Antheridium eine Empfängnispapille aus. Sowohl im Oogon wie im Antheridium machen die Kerne eine einmalige Teilung durch (bei den anderen Gattungen wird von anderer Seite wiederholte Teilung angegeben). Das Plasma des Oogons differenziert sich in ein Oo- und Periplasma. Anfangs ist das Ooplasma kernlos, später weist es einen Kern auf, der nach Ruhland (1904) und

Wager (1900) bei *Peronospora* aus dem Periplasma einwandert, nach Krüger (1910), Rosenberg (1903) und Stevens (1902) aber von vorneherein im Ooplasma vorhanden ist. In der Oogonmitte ist ein Coenozentrum vorhanden, dessen Bedeutung wie bei den *Pythioideae* unbekannt ist. Das Antheridium treibt in das Oogon einen Befruchtungsschlauch, der weit in das Ei eindringt und an das Ei einen Kern abgibt. Vom Periplasma werden die Oosporenmembranen gebildet. Die Kerne des Periplasmas im Oogon und die restlichen des Antheridiums gehen zugrunde. Nach der Membranbildung verschmelzen die beiden Kerne in der Zygote. Bei der Keimung der Oospore findet wahrscheinlich die Reduktionsteilung statt. Über die Art der Oosporenkeimung ist nicht viel bekannt; nur bei *Plasmopara viticola* (Berk. et C.) Berl. keimt sie entweder mit einem Zoosporangium oder mit einem Konidienträger (Arens 1929). Im Ruhezustand weisen die Oosporen meist Paarkernzustand auf. Bei der Keimung entstehen bis 60 Kerne, die in die Konidien hinauswandern. *Sclerospora* und *Peronospora* keimen mit einem Keimschlauch. Azygotenbildung hat Zopf (1890) bei *Peronospora calotheca* De Bary beschrieben, und zwar sowohl in den Oogonien als in den Antheridien. Bei *Peronospora effusa* (Grev.) Rabh. verschmelzen im Oogon ein männlicher und ein weiblicher Kern. Eine Kernteilung des Zygotenkernes erfolgt nicht und die Oogonien bilden nur eine Oospore aus (Kin Chou Tsang 1929). Bruyn (1937) machte mit Sporen (Konidien?) von *Peronospora parasitica* (Pers.) Fr. auf Pflanzensämlingen Aussaaten und fand, daß auch bei Einsporthaussaaten Oosporen gebildet wurden. Andere Sporen ergaben jedoch nur bei Mischhauptsäaten Mycelien mit Oosporen. Ein anderer Teil der Kulturen zeigte nur geringe Oosporenbildung, wenn eine Spore ausgesät wurde, dagegen höheren Prozentsatz von Oosporen, wenn mehrere Sporen verwendet wurden. Der Autor glaubt, daß daher die Geschlechtsverteilung ungeklärt sei. Man möchte fast vermuten, daß der Pilz ein genotypischer Monözist ist, also ein Miktohaplont mit heterokaryotischen Mycelien. Wenn die betreffenden Sporen verschiedengeschlechtige Kerne enthalten, ergibt eine einzige Spore oosporentragende Mycelien, enthält die betreffende Spore aber nur einen Kern oder mehrere gleichgeschlechtige, so ergibt sie keine Oosporenbildung. Die geringe Oosporenbildung, die sich in manchen Einsporkulturen zeigt, könnte so erklärt werden, daß die Kerne des einen Geschlechtes nicht zur Geltung gelangen bzw. sich weniger rasch teilen und daß daher auch nur wenige Oosporen gebildet werden. Auch wäre daran zu denken, daß die beiderlei Kerne in dem gleichen Mycel nur träge reagieren, ähnlich wie bei manchen neutralen Mycelien von *Phycomyces*. Es spricht jedenfalls sehr viel für eine miktohaplontische Natur der Sporen.

Viel mannigfaltiger ist die Befruchtung bei den *Albuginoideae*. Zwar sind anfangs die Antheridien und Oogonien wie bei den *Peronosporoideae* mehrkernig, aber ihre Weiterentwicklung verläuft bei den einzelnen Arten verschieden. Bei *Albugo candida* Ktze. besitzt nach Davis (1900) das Oogon bis zur Befruchtung viele Kerne, die aber mit Ausnahme eines Kernes alle in das Periplasma wandern (Fig. 79). Das Antheridium ist vielkernig und gibt an das Oogon unter Umständen mehrere Kerne ab, aber nur einer verschmilzt mit dem einen Eikern, und zwar erst zur Zeit der Oosporenbildung. In der Oospore teilt sich der Zygotenkern (wobei die erste Teilung die Reduktionsteilung ist und die Chromosomenzahl von 32 auf 16 herabgesetzt wird) in 32 Kerne. Ob vor der Eizellen- und Antheridienbildung ein oder zwei Kernteilungen stattfinden, ist unsicher.

Bei *Al. Bliti* Biv. und *Al. Portulaceae* Ktze. verläuft die Entwicklung nach Stevens (1899, 1901) folgendermaßen: Zunächst sind die vielen Kerne im Oogon regellos angeordnet, dann ordnen sie sich an der Grenzfläche zwischen Oo- und Periplasma zu einer Hohlkugel an, zugleich teilen sie sich und ein Teil der Tochterkerne wandert in das Ooplasma. Gleichzeitig teilen sich die Antheridienkerne zweimal, und das Antheridium sendet in das Oogon einen Befruchtungsschlauch. Kurz vor dem Übertritt des größten Teiles der Antheridienkerne in das Oogon teilen sich die Oogonkerne nochmals. Die männlichen und weiblichen Kerne verschmelzen in der Mitte des Oogons ziemlich bald. Es entsteht eine Coenozygote mit zahlreichen diploiden Kernen (bis 200), die zur Oospore wird (Fig. 79 B). Die Keimung erfolgt mit der Bildung von Schwärzern, die höchstwahrscheinlich haploid sind.

*Albugo Tragopogonis* (Pers.) Gray hat einen ähnlichen Entwicklungsgang wie *Al. Bliti* und *A. Portulacae*, wenigstens in der ersten Zeit der Oogonentwicklung. Aber von

den vielen Kernen des Ooplasmas gehen alle mit Ausnahme eines Kernes zugrunde. Das Antheridium gibt mehrere Kerne ab, aber nur einer bleibt am Leben und verschmilzt mit dem Eikern am Coenozentrum. Die Reduktionsteilung erfolgt sofort, so daß die fertige Oospore viele haploide Kerne enthält, im Gegensatz zu *Al. Bliti* und *Al. Portulacae* (Stevens 1901).

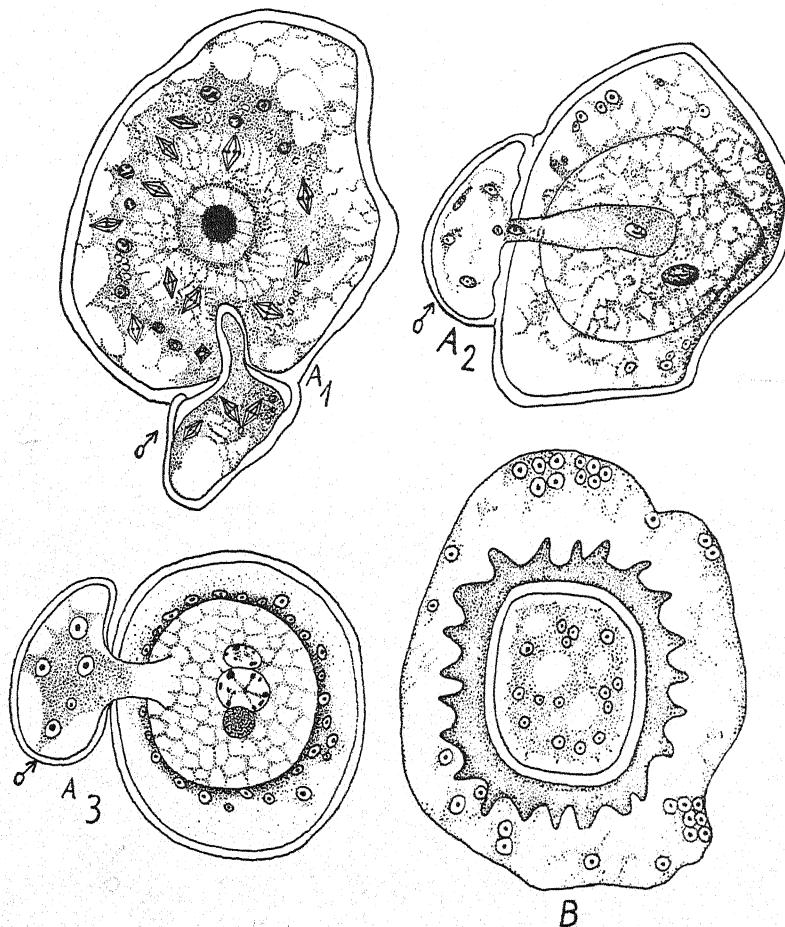


Fig. 79. *A* *Albugo candida* (Pers.) Ktze. 1 Kernteilungen im Oogon und Antheridium; 2 im Oogon vielkerniges Periplasma und eine einkernige Eizelle mit Eikern und Coenozentrum; Antheridium hat einen Befruchtungsschlauch in die Eizelle getrieben; 3 das Antheridium hat sich geöffnet und einen Kern in die Eizelle abgegeben, der neben dem Eikern liegt, daneben Coenozentrum. *B* *Albugo Bliti* Biv. reife Oospore mit mehreren diploiden Zygotekernen, außerhalb der Oospore im Periplasma degenerierende Kerne. (*A* nach Davis, *B* nach Stevens.)

*Albugo Lepigoni* Lév. verhält sich wie *Al. candida* (Pers.) Ktze., aber der eine Kern im Ooplasma teilt sich vor dem Verschmelzen mit dem männlichen Kern noch einmal, wobei einer der beiden Tochterkerne stirbt. Die Karyogamie erfolgt bald nach dem Übertritt des männlichen Kernes (Ruhland 1904, Krüger 1910).

Innerhalb der Gattung *Albugo* kommt nach dem Gesagten ein Übergang vom vielkernigen Oogon zum einkernigen vor. Während bei *Al. Bliti* und *A. Portulacae* eine

Coenozygote zustandekommt, besitzen die anderen Arten einkernige Zygoten. Ob in der Gattung Monözie oder Diözie vorliegt, ist unbekannt.

Rückblickend läßt sich feststellen, daß bei den *Oomycetes* typische anisogame Gametangienkopulation stattfindet, die in Form einer Oogamie ausgeprägt ist. Hinsichtlich der Ausbildung der Oogamie sind die *Ancylistaceae* am primitivsten. Die Gametangienkopulation hat noch viele Anklänge an die der niederen *Phycomycetes*, aber bei einzelnen Arten tritt die Herausdifferenzierung der Eizellen schon deutlich zu Tage. Bei den *Saprolegniaceae* bilden die Oogonien noch mehrere Eier aus, die meist von einem Antheridium mittels mehrerer Kopulationsschläuche befruchtet werden. Die Eier sind einkernig. Die höchsten Grade der Eiddifferenzierung erreichen die *Peronosporaceae*. Auch hier sind die Eier meist einkernig mit Ausnahme der *Albuginoideae*, wo mehrkernige Eier und Oosporen vorkommen können. Die innere Organisation der Oogonien steigt in der vorgeführten Reihenfolge zu immer komplizierteren Bildungen an, um bei den *Peronosporoideae* die höchste Ausbildung zu erreichen. Gleichzeitig nimmt die Privilegierung der Geschlechtskerne im Oogon und Antheridium immer extreme Formen an, wobei allerdings bei den *Albuginoideae* wieder eine Dezentralisierung hinsichtlich der Privilegierung zu bemerken ist. So treten hier typische Coenozygoten zu Tage, wie sie für die im nachstehenden geschilderten *Zygomycetes* charakteristisch sind.

### 3. Die Zygomycetes.

Die geschlechtliche Fortpflanzung der *Zygomycetes* vollzieht sich in Form von iso- oder anisogamer Gametangienkopulation. Sie unterscheidet sich von jener bei den *Oomycetes* dadurch, daß das weibliche Gametangium nicht mehr als Oogon und Eizelle ausgebildet ist. Zwei Gametangien verschmelzen zur Zygote, die Zygospore genannt wird. Sie unterscheidet sich von der Oospore dadurch, daß die Gametangienwand zugleich Zygotewand ist, während bei der Oospore die Wand eine Bildung des Periplasmas des Oogons darstellt. Neben Coenozygoten finden wir auch einfache. Wie schon bei den *Oomycetes* vielfach eine Verzögerung der Kernverschmelzung eintritt, so ist dies auch bei den *Zygomycetes* der Fall, aber viel schärfer ausgeprägt. Der Sexualakt ist bei den höchsten Formen in zwei Teile zerlegt, in eine Zytoto- und eine Karyogamie. Die erste findet im Gametangium statt, die letzte in einem neuen Gebilde, im Keimsporangium, das für die *Mucoraceae* charakteristisch ist und das seine Fortsetzung bei den *Ascomycetes* im Ascus findet. Die Kernverschmelzung ist also nicht nur zeitlich, sondern auch räumlich verzögert. Die *Zygomycetes* umfassen die vier Familien der *Mucoraceae*, *Endogonaceae*, *Entomophthoraceae* und *Basidiobolaceae*.

#### a) Die Mucoraceae.

Die geschlechtliche Fortpflanzung zeigt bei den *Mucoraceae* folgende Einzelheiten. Die Befruchtungsvorgänge beginnen mit der Ausbildung eines männlichen und eines weiblichen Kopulationsastes. Werden sie an besonderen Trägern ausgebildet, so heißen diese Zygophoren. Die Gametangienanlage gliedert sich in zwei Zellen. Die Endzelle heißt Gametangium; die Tragzelle des Gametangiums wird Suspensor genannt. Beide zusammen stellen den Kopulationsast dar. Zwei entgegengesetzt tendierende Gametangien berühren sich an ihrem Scheitel und treten unter teilweiser Auflösung der Membran an der Berührungsstelle in offene Verbindung. Die trennenden Wände werden schließlich ganz aufgelöst und die beiden Gametangien werden zu einer Zygospore, die sich mit einer derben Wand umgibt. Bei monözischen Arten kommt es hin und wieder vor, daß sich die beiden Gametangien zwar berühren, aber nicht mit einander verschmelzen; vielmehr wandelt sich jedes Gametangium in eine Zygote um, ohne daß ein Befruchtungsvorgang stattfindet. Solche sich berührende Zygoten werden Thigmozygoten genannt. Ferner kann es vorkommen, daß die beiden Gametangien schon vor der Berührung sich in je eine Zygote umwandeln. Solche Zygoten heißen Azygoten. Es können sich dabei nur ein oder beide Gametangien zu einer Azygote umwandeln. Vielfach spricht man statt von Thigmozygoten und Azygoten auch von Thigmozygosporen und Azygosporen. Azygotenbildung kann nicht nur

bei monözischen, sondern auch bei diözischen Formen auftreten, besonders bei Bastardierungsversuchen zwischen verschiedenen Arten. Ob aber derartige Azygoten lebensfähig sind, ist zu bezweifeln. Die beiden kopulierenden Gametangien können gleich

groß, wie z. B. bei *Mucor Mucedo*, oder ungleich groß sein, wie bei *Zygorhynchus Moelleri* u. a.

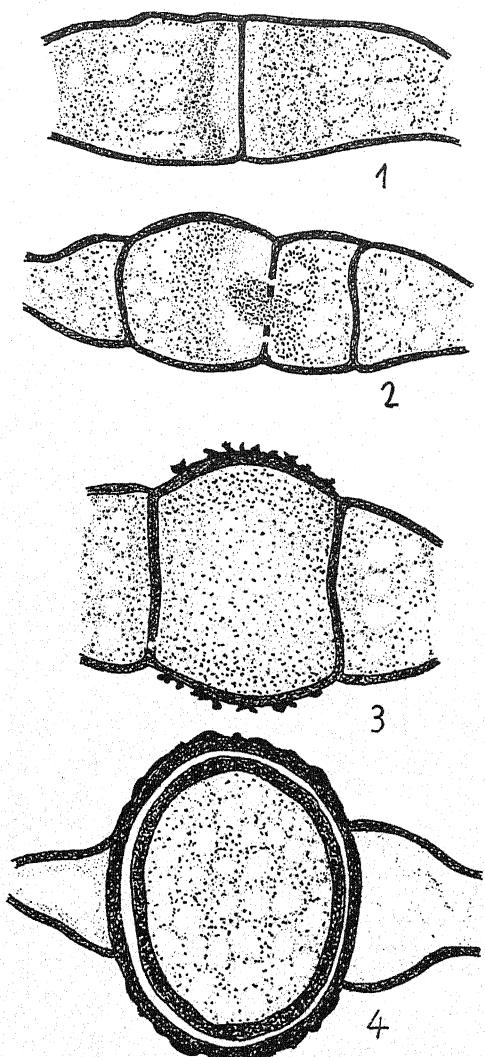
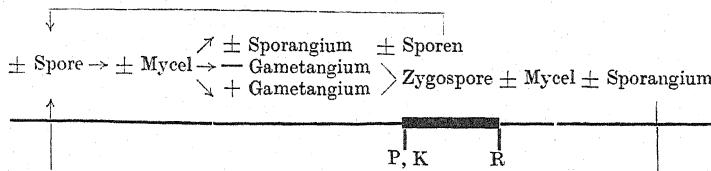


Fig. 80. *Sporodinia grandis* Lk. 1 Zwei junge Gametangien mit zahlreichen Kernen; 2 Kopulation der beiden vielkernigen Gametangien; Kernübertritt; 3 junge Zygospore; 4 reife Zygospore mit vielen diploiden Zygotenernen. (Nach Keene.)

Bei *Phycomyces nitens* erfolgt in den Fällen, bei denen die Zygospore mit einem Keimsporangium auskeimt, die Reduktionsteilung erst in diesem. Aus dem Keimsporangium entstehen im Falle der Monozie wieder homothallische (monözische) Sporangiosporen und dementsprechend auch solche Mycelien. Der Entwicklungsgang einer monözischen *Mucoracee* verläuft daher folgendermaßen:

Als Beispiel für die Entwicklung eines monözischen Pilzes bei den *Mucoraceae* sei *Sporodinia grandis* Lk. genannt (Moreau 1914, Keene 1914). Zwei Kopulationsäste wachsen aufeinander zu und schnüren an ihrem Ende je ein Gametangium ab (Fig. 80). Die Gametangien legen sich aneinander und die trennende Wand zwischen beiden wird aufgelöst. Jedes Gametangium besitzt zahlreiche Kerne (bis 1000 und mehr). Während die Wände aufgelöst werden, teilen sich die Kerne in beiden Gametangien nochmals. Die beiden Protoplasten verschmelzen, die Kerne paaren sich und verschmelzen gleichfalls. Kerne, die nicht zur Paarung kommen, gehen zugrunde. Inzwischen umgibt sich die Zygote mit einer derben Membran und wird zur Zygospore. Die beiden Träger, die *Zygomphoren*, fallen zusammen und die Zygosporen liegen frei auf dem Substrat. Zwischen den beiden verschmelzenden Gametangien ist weder ein morphologischer, noch ein Unterschied bezüglich des Kernverhaltens zu bemerken. Die Art ist daher rein isogam. Die Zygote ist eine Coenozygote und stimmt darin mit derjenigen von *Albugo Bliti* und *A. Portulacae* überein. Mit *Sporodinia* stimmen alle monözischen *Mucoraceen* überein, außer *Phycomyces nitens* Kze., wo die Kernverschmelzung nicht sofort, sondern erst kurz vor der Zygosporenkeimung stattfindet, und *Zygorhynchus Dangeardii* Mor., wo nicht alle Gametangienkerne verschmelzen, sondern nur vier, während die anderen zugrunde gehen, so daß nur zwei Zygotenerne vorhanden sind.

Die Keimung der Zygospore erfolgt mit einem Mycel, oder bei ungünstiger Ernährung mit einem Keimsporangium, oder mit einem Konidienträger.



Als Beispiel eines diözischen *Mucor* sei *Mucor Mucedo* (L.) Bref. genannt (Blakeslee 1904; Burgeff 1924). Zieht man aus Sporangiosporen eine Reihe von Mycеляn heran und impft Teile derselben je paarweise in Kulturschalen, so beobachtet man bei einem Teil, daß sie ineinanderwachsen, ohne daß Zygosporen auftreten. Bei anderen beobachtet man dagegen zunächst normales Aufeinanderzuwachsen der beiden Mycеляn. Plötzlich verlangsamt sich das Wachstum und es tritt eine Hemmungslinie am Treppunkt der beiden Mycеляn auf. Nachdem das Wachstum etwas ins Stocken gekommen ist, wachsen aber die beiden Mycеляn doch ineinander. Schon bevor sich die beiden Mycеляn berühren, erheben sich an ihrem Rande eigentümliche Hyphen, die den Eindruck von jungen Sporangien erwecken. Sie reagieren positiv aerotropisch und sind Zygophoren. Treffen zwei solche Zygophoren, die von den beiden Mycеляn abstammen, aufeinander, so schwellen sie an und gliedern am Ende eine Zelle ab, das Gametangium. Beide sind morphologisch gleichgestaltet. Sie verschmelzen; das Produkt, die Zygote, rundet sich ab und umgibt sich mit einer doppelten Membran. Das Endospor ist hell, das Exospor dunkel und warzig. Eine solche Zygotembildung tritt nur dann ein, wenn zwei Mycеляn verschiedenen Geschlechts aufeinander zuwachsen, also ein +- und ein --Geschlecht (so genannt, weil die beiden Geschlechter infolge mangelnder Unterscheidungsmerkmale nicht als männlich und weiblich unterschieden werden können). Je nach der Art, wie die beiden Gametangien aufeinandertreffen, unterscheidet man verschiedene Kopulationsarten. So können die beiden Gametangien mit ihrem distalen Ende aufeinandertreffen, und man spricht von Apikal-Kopulation; oder es trifft die Spitze des einen auf die Flanke des anderen Gametangiums, dann spricht man von Apikal-Lateral-Kopulation; oder es können auch die Flanken der Gametangien aufeinandertreffen und verschmelzen, und man spricht von Lateral-Kopulation. Bei der Lateral-Kopulation kann es dann vorkommen, daß aus den Flanken zunächst je ein Auswuchs hervorgeht und erst die Auswüchse (dann aber apikal) miteinander verschmelzen. (Diese sekundären Kopulationsäste werden auch Progameten genannt, was an sich falsch ist, da es sich um Gametangien handelt.)

Über die Art und Weise der Zygophorenausbildung hat Burgeff (1924) interessante Versuche angestellt (Fig. 81). Ein --Mycel, das auf einer Agarplatte wuchs, wurde mit einer 3,0/2,5 cm großen Zelloidinmembran bedeckt, in der Weise, daß ein Teil der Membran auch noch den freien Agarrand überdeckte. Auf die Membran wurde dann ein Agarwürfel, auf dem ein +-Mycel wuchs, so aufgelegt, daß das Mycel der Zelloidinmembran zugekehrt war, die Hyphen des +-Myzels parallel zu denen des unter der Membran liegenden --Mycels verliefen und ferner die peripheren Mycelhyphen sich deckten. Zu beiden Seiten der Membran wuchsen die Mycеля weiter. Es zeigte sich dabei, daß sich die beiden Mycеляn durch die Membran hindurch gegenseitig beeinflussen und es trat Wachstumsstockung auf. An den Rändern des Agarwürfels auf der Oberseite der Membran traten Zygophoren auf, ebenso an korrespondierenden Stellen auf der Unterseite der Membran. Die ersten wurden von dem +-Mycel, die letzteren von dem durch die Membran getrennten --Mycel gebildet. Die Zygophoren des oben liegenden +-Myzels richteten sich nun nicht wie in normalen Kulturen aufrecht empor, sondern krümmten sich zu den von ihnen durch die Membran getrennten Zygophoren des --Mycels hin, bis sie die Membran berührten. An der Berührungsstelle an der Membran schwollen sie an. Aus diesem Versuch läßt sich erkennen, daß eine Fernwirkung von den beiden Mycеляn ausgeht. Die Natur der Stoffe ist jedoch unbekannt. Diese Fernwirkung nennt Burgeff Telemorphose, zum Unterschied von der Chemomorphose, die sich beim Aufeinandertreffen zweier Mycеляn auf der Agarplatte geltend macht und die Ausbildung der Zygophoren bewirkt. Verschieden davon sind die thigmo-

morphotischen Effekte, die sich bei der Berührung der beiden Zygophoren bemerkbar machen und die Abgliederung der Gametangien auslösen. Alle drei Effekte denkt sich Burgeff von ein und denselben Stoffen hervorgebracht. Dies ist zwar noch nicht bewiesen, aber auch nicht unwahrscheinlich. Es sei in diesem Zusammenhang an die kopulationsbedingenden Stoffe bei *Chlamydomonas* (Kuhn und Moewus 1938) erinnert. Es lassen sich hierbei zwar einzelne Stoffe nachweisen, die aber chemisch alle miteinander aufs engste verwandt sind. Die „Gamone“ lassen sich in einzelne Teilstoffe unterscheiden, in „Anlockungsstoffe“, „Beweglichkeitsstoffe“, „Kopulationsstoffe“, die alle spezifische Wirkungen ausüben, so die Anlockung

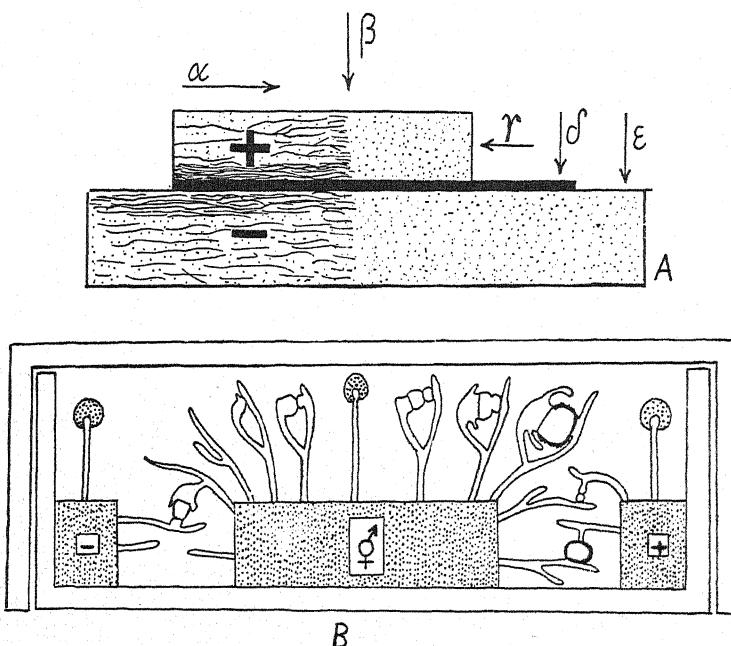


Fig. 81. A Membranversuch Burgeffs bei *Mucor Mucedo L.* Oben +, unten -- Mycel, beide durch die Cellloidmembran getrennt ( $\delta$ );  $\alpha$  Wuchsrichtung,  $\beta$  Mycelfronten,  $\gamma$  Agarwürfel mit dem + -Mycel,  $\epsilon$  Agarboden mit dem --Mycel. B Kreuzung von *Mucor V* mit *Absidia spinosa* Lendner. Links --Stamm, rechts + -Stamm von *Mucor V*, in der Mitte Agarblock mit *Absidia spinosa* (vgl. Text). (A nach Burgeff, B nach Blakeslee.)

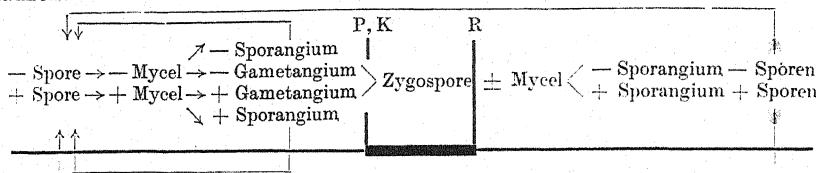
der beiden Geschlechter, die Beweglichmachung der Zellen, die Durchführung der Kopulation usw. Daneben gibt es noch „Termone“, die das Geschlecht bestimmen. Aber Termone und Gamone hängen aufs engste zusammen. Als Vorstufe entsteht bei Dunkelheit in den Zellen Protocrocin, von dem unter  $O_2$ -Aufnahme die beiden Seitengruppen als Pikrocrocin abgespalten werden. Pikrocrocin wirkt als Gynotermone, d. h. es macht alle mit ihm behandelten Zellen weiblich. Das Crocin, das als Rest von Protocrocin überbleibt, wirkt als Beweglichkeitsstoff, indem es bei Dunkelheit die Gameten beweglich macht. Vom Crocin lassen sich noch die beiden seitlichen Disaccharide abspalten (Gentiose) und es bleibt das Crocetin übrig. Wird dieses methyliert, so wirkt es als Anlockungsstoff zwischen den Gameten. Dabei besitzen die weiblichen Gameten mehr cis-Crocetin-Dimethylester, die männlichen mehr trans-Crocetin-Dimethylester. Der Rest der Gentiose macht bei  $O_2$ -Zutritt die Gameten beweglich. Vom Pikrocrocin lässt sich der Zucker abspalten und man erhält als Rest Safranal, das als Androtermon wirkt, indem es die Gameten männlich determiniert. Fügt man zu einer monözischen *Chlamydomonas*-Kultur Gynotermone zu, so werden alle Zellen weib-

lich, fügt man Androtermon zu, so werden sie alle männlich. Gynotemon kann dabei durch Pikrococin, Androtermon durch Safranal ersetzt werden. Diözische Individuen lassen sich jedoch nicht umstimmen, da bei diesen über das Geschlecht die Realisatoren gene, und zwar ein für allemal, entscheiden. Bei den Pilzen sind neuerdings ebenfalls Gamone nachgewiesen worden, so bei *Achlya bisexualis* (Rever in American Journal of Botany 26, 1939; 27, 1940), bei *Bombardia* (Zickler, inedit, nach mündl. Mitteilung von Prof. Hartmann). Wie noch nicht abgeschlossene Versuche d. Verf. bei *Neurospora* zeigen, scheiden auch *Neurospora-tetrasperma*-Mycelien Stoffe aus, die das Geschlecht monözischer *Sordaria-fimicola*-Stämme beeinflussen. Behandelt man mit einem Nährösungfiltrat von einem + -Stamm von *Neurospora tetrasperma* eine monözische *Sordariakultur*, so bleibt jede Fruchtkörperbildung aus; das gleiche findet statt, wenn man mit einem Filtrat eines --Stammes von *Neurospora tetrasperma* einen monözischen Stamm von *Sordaria fimicola* behandelt. Kombiniert man dann aber die beiden so behandelten *Sordaria*-Stämme, so bringen sie reichlich Fruchtkörper hervor. Diese Tatsachen lassen darauf schließen, daß von den + - und -- *Neurospora*-stämmen Gamone ausgeschieden werden, die monözische *Sordariastämme* gleichgeschlechtig beeinflussen, also bei Zugabe von + -Filtrat dieses nach der + -Seite abwandeln und bei Zusatz von --Filtrat nach der --Seite abwandeln. Von den diözischen *Sordariastämmen* konnte eine solche Wirkung nicht hervorgebracht werden, was möglicherweise damit zusammenhängen mag, daß die Filtrate nicht konzentriert genug erhalten werden können, also so geringe Mengen Gamone hervorgebracht werden, daß eine Beeinflussung des monözischen Mycels nicht möglich ist. Gamone scheinen auch bei *Solenia anomala* vorhanden zu sein (Greis, inedit). Jedenfalls dürfte heute schon feststehen, daß Gamone auch bei den Pilzen weitverbreitet sind und daß sie bei weiteren Studien noch in viel größerem Umfange nachgewiesen werden dürften.

Ronsdorf versuchte bei *Phycomyces Blakesleanus* Burgeff (1931) einen Sexualstoff nachzuweisen, was aber nicht gelang. Aus Malzextrakt ließ sich mit Alkohol ein Stoff gewinnen, der Zygogenbildung ermöglicht. Die Zygogenbildung läßt sich bei den einzelnen *Phycomycetes* in verschiedener Weise beschleunigen. Bei *Phycomyces Blakesleanus* ist sie z. B. von dem Verhältnis zwischen Kohlehydraten und Stickstoff abhängig, ebenso von der Anwesenheit von  $KNO_3$  (Ronsdorf). Schopfer (1928) zeigte, daß für die Zygogenbildung das Verhältnis Maltose : Asparagin entscheidend ist. Fehlt eines, so unterbleibt die Zygogenbildung. Bei einem bestimmten Verhältnis der beiden Stoffe bilden untergetauchte + -Mycelien Carotin, nicht aber untergetauchte --Mycelien. Das + -Gametangium weist reichlich Fett auf, was schon Blakeslee und Lendner als Anzeichen für das weibliche Geschlecht angesehen haben. Doch ist das Verhalten bei verschiedenen Nährstoffverhältnissen nicht konstant. Die weiblichen Mycelien verbrauchen größere Nährstoffmengen als die männlichen. Schopfer (1934) zeigte, daß durch Zusatz von Vitamin  $B_1$  und  $B_2$  die Zygogenbildung beschleunigt wird. Doch scheint die Wirkung nicht unmittelbar auf die Sexualität zurückzuführen, sondern vielmehr eine Folge der besseren Ernährungsverhältnisse zu sein. Sie macht sich auch bei Verwendung von Glukose, Maltose, Galaktose, Saccharose, Laevulose und Rhamnose, nicht aber bei Laktose bemerkbar. Besonders auffallend ist die Wirkung der genannten Vitamine, durch die sich die Zygogenzahl z. B. von 5 auf 1000 steigern ließ. Die Zygogenbildung zeigt sich auch abhängig von der Temperatur, wobei jedoch auch die Nährstoffkonzentration eine wesentliche Rolle spielt. So zeigte Schwartz (1927), daß bei einer Würzekonzentration vom spez. Gewicht 1,025—1,115 und bei einer Temperatur von 23—25° C die Sexualreaktionen zunehmen, solange die Konzentration 1,065 nicht überschreitet, daß bei höherer Konzentration jedoch die Zygogenzahl zurückgeht. Bei niederen Temperaturen von 21—8° C ist Zygogenbildung vorhanden, und zwar besser als bei niedriger Temperatur und hoher Konzentration des Nährbodens. Umgekehrt zeigten sich bei niederen Würzekonzentrationen (spez. Gewicht 1,025—1,002) und hohen Temperaturen lebhafte Sexualreaktionen und schwache Zygogenbildung, während bei niederen Temperaturen und einer Konzentration bis zu 1,005 die Zygogenbildung lebhaft verlief, dann aber nachließ. Bei *Mucor* zeigte F. Köhler (1935), daß die Zygogenbildung — und damit auch die Zygogenbildung — mit dem Carotingehalt der

Mycelien parallel verläuft. Für *Sporodinia grandis* Lk. zeigte Baker (1931), daß hohe Temperaturen das Wachstum des Mycels begünstigen, jedoch der Zygotenbildung entgegenwirken, die am besten bei etwa 8° C verläuft. Bei niedriger Temperatur und hoher Nährstoffkonzentration tritt erhöhte Zygotenbildung zu Tage, im umgekehrten Falle dagegen Sporangienbildung. Malzextrakt, der Zucker und Asparagin oder Pepton enthält, wirkt günstig auf die Zygotenbildung. Ein Mehr an Zucker kann N teilweise ersetzen und umgekehrt. Bei *Mucor Mucedo* (L.) Bref. unterbleibt bei Sauerstoffmangel die Zygotenbildung. Der die Sexualreaktionen auslösende Stoff wird an Blutalkohol adsorbiert und wirkt nicht durch die Luft (Köhler 1935).

Der Entwicklungsgang eines diözischen Mucors läßt sich folgendermaßen veranschaulichen:



Bei *Phycomyces nitens* kommt nach Burgeff (1912) insofern eine kleine Abweichung von dem Schema vor, als in den Sporangien nach der Reduktionsteilung neben +- und - -Sporen auch  $\pm$ -Sporen vorkommen, aus denen dann ein neutrales Mycel mit +- und - -Kernen hervorgeht. Es kann sich dabei natürlich nicht um eine unvollständige Geschlechtsverteilung handeln, da diese bei der Reduktionsteilung erfolgt. Es kommt dies merkwürdige Ergebnis vielmehr dadurch zustande, daß in den Sporangien nicht nur einkernige Sporen, sondern auch zweikernige entstehen. Unter diesen können natürlich auch solche sein, die einen - - und einen +-Kern enthalten. Diese Erscheinung macht es möglich, zu entscheiden, daß nicht alle Miktohaplonten, die in sich steril sind, deswegen selbststeril sind, weil ein Sterilitätsfaktor vorhanden ist, sondern weil durch das enge Beisammensein der - - und +-Kerne die sexuelle Spannung zu gering ist, wie Burgeff für seine neutralen Mycelien annimmt. Allerdings gibt es auch selbststerile Miktohaplonten, die durch den Besitz von Sterilitätsfaktoren steril sind. Ob ein Sterilitätsfaktor die Sterilität hervorruft oder nicht, läßt sich leicht entscheiden. Trennt man die beiden Kernkomponenten eines neutralen Mycels und testet die daraus erhaltenen Mycelien wieder gegeneinander, so tritt eine sexuelle Reaktion ein, wenn die frühere Selbststerilität nicht auf Grund von Sterilitätsfaktoren, sondern wegen des zu engen Zusammenseins der beiden Kerntypen vorhanden war. Sind Sterilitätsfaktoren vorhanden, so tritt auch nach der Trennung keine Reaktion ein (Greis 1941, bei *Sordaria*).

Die geschlechtlichen Reaktionen bei *Phycomyces* laufen ebenso ab wie bei *Mucor Mucedo*, nur werden an den Suspensoren eigenartige Dornen gebildet, die die Zygospore einhüllen (Fig. 82). Außerdem verzahnen sich die beiden Suspensoren durch Zähne miteinander. Bei einigen monözischen Formen kommt Anisogamie vor, so z. B. bei *Zygorhynchus heterogamus* (Fig. 83). Hier entsteht aus einer Haupthyphe ein seitlicher Zweig, der dicke ist als die Haupthyphe. Er krümmt sich wieder zur Haupthyphe hin und schwilkt nach dem Berühren der letzteren an der Berührungsstelle an. Nach dem Kontakt treibt die Haupthyphe an der Berührungsstelle einen Auswuchs, der ein Gametangium abgliedert. Die ursprüngliche Seitenhyphe gliedert ebenfalls ein Gametangium ab. Dann erfolgt zwischen den beiden Gametangiern Kopulation und Zygosporenbildung. Der sich zuerst bildende Ast wird als weiblich, der sich zuletzt bildende als männlich angesprochen. Noch schärfer ist der Unterschied zwischen den beiden Kopulationsästen bei *Absidia spinosa*, wo die Dornen, die bei *Phycomyces* an beiden Suspensoren gebildet werden, nur an dem lateralen, also dem weiblichen Suspensor gebildet werden (Fig. 84). In manchen Fällen kommt der Seitenast nicht gleich zur Befruchtung, er treibt dann eine neue Seitenast (2. Ordnung). Dieser neue Ast hat nun merkwürdigerweise nicht mehr weibliches, sondern männliches Geschlecht. Es kann also innerhalb eines Kopulationsastes noch zur Umstimmung der geschlechtlichen Tendenz der Kerne kommen. Diese Eigentümlichkeit haben wir schon bei der Besprechung der Azygoten kennengelernt.

gelernt, die sich ja nur deshalb bilden können, weil in ihnen ein Teil der Kerne einen sexuellen Umschlag erlitten hat. Eine weitere Eigentümlichkeit zeigt sich bei den Kopulationsästen von *Pilaira*, *Piptocephalis* usw., die sich spiralig umeinanderschlingen, ähnlich den männlichen und weiblichen Gametangien bei manchen *Ascomycetes*. Während sonst die Zygosporen ohne jede Hüllbildung ausgebildet werden — abgesehen von den Dornen bei *Phycomyces* und den kurzen Fäden bei *Absidia* —, werden sie bei *Mortierella* vom Mycel eingehüllt, das aus den Suspensoren und Zygophoren entspringt. Es zeigt sich daher nicht nur das Bestreben der Gametangien, sich zu umschlingen, sondern auch das Bestreben der Zygosporen, sich einzuhüllen. Letzteres ist für die *Ascomycetes* charakteristisch.

Eine Frage soll noch erörtert werden, nämlich, ob die als „weiblich“ und als „männlich“ bezeichneten Stämme der diözischen *Mucoraceae* tatsächlich dem Geschlecht angehören, dem sie zugeordnet wurden. Um diese Frage zu entscheiden, haben Blakeslee (1904) und Burgeff (1925) verschiedene Versuche angestellt. Man wählte dabei den Weg von Bastardierungsversuchen mit verschiedenen *Mucoraceen*-Arten. Freilich gelangen die Bastardierungen nicht in vollem Umfange. Zygoten wurden zwar erhalten (*Phycomyces Blakesleeanus* × *Ph. nitens*; Burgeff), doch waren die Zygoten nicht keimfähig. Die Versuche genügten aber zur Beantwortung der gestellten Frage, da wenigstens Kopulationen erhalten wurden, so daß eine Aussage gemacht werden konnte, ob die männlichen und weiblichen Geschlechter tatsächlich solche sind. Schon Blakeslee war bei seinen Versuchen aufgefallen, daß je nach der Kombination die Kopulation verschieden kräftig verlief. So kombinierte er 13 diözischen Arten mit einem *Mucor* (als V bezeichnet) und erhielt stets positive Reaktionen. Im Gegensatz dazu ergab *Mucor Mucedo* nur mit einem Teil der 13 diözischen Arten positive Reaktionen. Dies ließ auf eine mögliche Verschiedenheit der einzelnen Geschlechter schließen. Am besten mußte sich die Zuordnung der einzelnen Geschlechter bei Kombinationen von den + - und - - Stämmen eines diözischen Pilzes mit einem monözischen Pilz erreichen lassen. Blakeslee (1915) kreuzte daher den + - und den - - Stamm von *Mucor V* mit der monö-

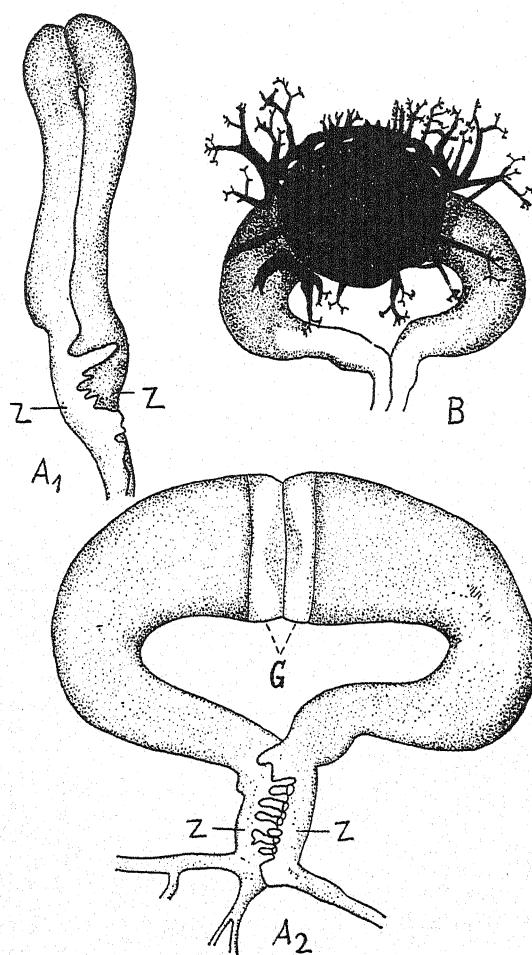


Fig. 82. A *Phycomyces Blakesleeanus* Burgeff. 1 Die Zygophoren haben sich verzahnt (Z), die Kopulationsäste wachsen aneinander empor; 2 sogenannte Ösenbildung der Kopulationsäste, die Gametangien (G) abgegrenzt, Z die verzahnten Zygophoren. B *Phycomyces nitens* Kze. reife Zygospore mit dornigen Fortsätzen. (A nach Burgeff, B nach v. Tieghem.)

So kombinierte er 13 diözischen Arten mit einem *Mucor* (als V bezeichnet) und erhielt stets positive Reaktionen. Im Gegensatz dazu ergab *Mucor Mucedo* nur mit einem Teil der 13 diözischen Arten positive Reaktionen. Dies ließ auf eine mögliche Verschiedenheit der einzelnen Geschlechter schließen. Am besten mußte sich die Zuordnung der einzelnen Geschlechter bei Kombinationen von den + - und - - Stämmen eines diözischen Pilzes mit einem monözischen Pilz erreichen lassen. Blakeslee (1915) kreuzte daher den + - und den - - Stamm von *Mucor V* mit der monö-

zischen *Absidia spinosa* Lendner (Fig. 81 B). Wie schon weiter oben ausgeführt wurde, ist bei *Absidia* der Lateralast weiblich, der Terminalast männlich. In dem Kreuzungsversuch kopulierten nun die weiblichen Lateraläste von *Absidia* mit dem als — bezeichneten Stamm von *Mucor V* und die männlichen Terminaläste von *Absidia* mit den als + angesprochenen Stämmen von *Mucor V*. Daraus geht hervor, daß das —-Geschlecht männlich und das +-Geschlecht von *Mucor V* weiblich ist. Desgleichen ist umgekehrt der Lateralast von *Absidia* weiblich, der Terminalast männlich. Der zunächst klare Fall wurde aber dadurch getrübt, daß nicht immer nur Terminaläste von *Absidia* mit den +-Stämmen von *Mucor V* reagierten, sondern auch Lateraläste. Während sich

aber sowohl die Terminal- als die Lateraläste von *Absidia* dem +-Mycel von *Mucor V* gegenüber stets als männlich verhielten, also der weibliche Charakter von +-*Mucor V* stets gewahrt blieb, war damit gezeigt, daß das +-Geschlecht des *Mucor V* andere Potenzen aufweisen muß als das +-Geschlecht (und natürlich auch das --Geschlecht) von *Absidia*. Dies ist nicht zu verwundern, da wir oben schon bemerkten, daß die weiblichen Kopulationsäste bei *Absidia* vielfach mit einem Fortsatz auswachsen, der nicht weiblich, sondern männlich ist, daß also das Geschlecht bei den Monözisten sehr leicht umgestimmt werden kann. (Bei *Chlamydomonas* würde dies bedeuten, daß sich das Mischungsverhältnis von cis- und trans-Crocetin-Dimethylester geändert hat). Anderseits scheint das weibliche +-Mycel von *Mucor V* einen richtenden Einfluß auf das monözische *Absidia*-Mycel auszuüben, indem nämlich die weiblichen Kopulationsäste (Lateraläste) von *Absidia* „männlich“ gestimmt werden. Dies läßt sich allerdings mit den Ergebnissen bei *Chlamydomonas* nicht vereinbaren, da sich hier zeigte, daß ein genotypisches Weibchen stets nur Gynotermion ausscheidet, während es bei der „Umstimmung“ von den Lateralästen umgekehrt ein Androtermon ausscheiden müßte, da der weibliche Kopulationsast männlich wird, während nach der Wirkung der Gynotermone umgekehrt eine Verweiblichung der männlichen Kopulationsäste eintreten müßte. Es darf daher richtiger sein, wenn man annimmt, daß sowohl zwischen dem männlichen Ast von *Absidia* gegenüber *Mucor V* ein Tendenz- oder besser Valenzunterschied besteht, der zur Kopulation ausreicht, als auch ein solcher zwischen den weiblichen Kopulationsästen von *Absidia* gegenüber dem weiblichen *Mucor*-Stamm. Mit anderen Worten, die Valenz des weiblichen *Mucor*-Stammes ist größer als die männliche und auch die weibliche von *Absidia*.

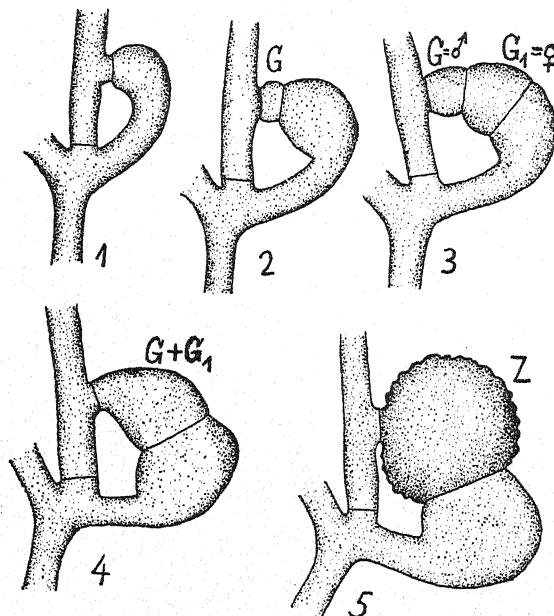


Fig. 83. *Zygorynchus heterogamus*. 1 Abgliederung eines weiblichen Seitenastes; 2 die Haupthyphe hat ihrerseits ein männliches Gametangium abgegliedert (*G*); 3 die weibliche Seitenhyphe hat ein weibliches Gametangium abgegliedert (*G*<sub>1</sub>); 4 männliches und weibliches Gametangium verschmolzen (*G + G*<sub>1</sub>); 5 Zygospore. (Nach Blakeslee.)

Bei einer Kreuzung von *Mucor V* mit mehreren *Zygorynchus*-Arten beobachteten Satina und Blakeslee (1928, 1930), daß *Mucor V* mit drei *Zygorynchus*-Arten nur in dem einen, und zwar +-Geschlecht, kopuliert, bei *Zyg. heterogamus* überraschender-

weise aber mit dem —-Geschlecht. In diesem Falle kopulierte das —-Geschlecht von *Mucor* mit den männlichen Terminalästen von *Zygorhynchus*, also Männchen mit Männchen. Es fällt offensichtlich nicht immer das, was wir bei monözischen Pilzen als + und als — bzw. als weiblich und männlich bezeichnen, auch tatsächlich mit dem + und — bzw. weiblichen und männlichen Geschlecht der diözischen Pilze zusammen. Doch darf nicht übersehen werden, daß es sich um Artbastardierungen handelt. Innerhalb eines Pilzes sind die weiblichen Kopulationsäste immer weiblich, ebenso die männlichen immer männlich (bei Diözisten, während bei Monözisten eine Umstimmung in der sexuellen Tendenz möglich ist). Bei den *Ascomycetes* wird uns die Frage noch einmal begegnen, und zwar in noch schärferer Weise. Auch bei diesen Fällen wird man nicht fehlgehen, wenn man annimmt, daß die Geschlechtsvalenzen zwischen diözischen Weibchen und Männchen bei einer Art eine bestimmte Größe besitzen, diejenigen einer anderen Art aber eine ganz andere Größe besitzen können (wenn auch nicht müssen!).

Entgegen den Anschauungen Sattinas und Blakeslees zeigt sich auch bei den *Mucoraceae* ein deutlicher Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Mycelien. So konnten Chodat und Schopfer (1927) zeigen, daß bei *Mucor hiemalis* in den + Progametangien ein gelbes Öl vorhanden ist, das ein N-freies, in Fettlösungsmittern lösliches Pigment ist, dessen Eigenschaften auf ein Carotin schließen lassen, das in eine lipoidhaltige Substanz eingebettet ist. Die weiblichen Mycelien aller *Mucoraceae* dürften mit dem +-Geschlecht identisch sein, da bei letzteren der Gehalt an Fett und Carotin viel größer ist als in den —-Stämmen. Die Autoren führen dies auf die größere Assimilationsintensität des weiblichen Geschlechts zurück, was zur Anhäufung von Kohlehydraten führt, während infolge des N-Mangels die Carotinbildung begünstigt wird.

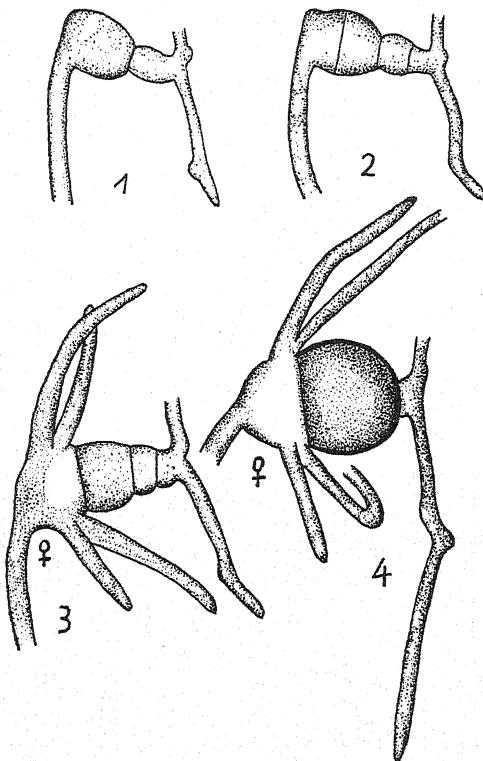


Fig. 84. *Absidia spinosa* Lendner. 1 Männlicher und weiblicher Kopulationsast; 2 beide Äste haben ein Gametangium abgeschnürt; 3 der weibliche Ast hat Dornfortsätze gebildet; 4 männliches und weibliches Game tangium zur Zygospore verschmolzen. (Nach Blakeslee.)

### b) Die Endogonaceae.

In der Familie der *Endogonaceae* kann der Geschlechtsakt isogam, anisogam (oder auch apogam) verlaufen. Als Beispiel für Anisogamie sei *Endogone lactiflora* Berk. angeführt (Bucholtz 1912, Thaxter 1922). Der kleinere männliche und der größere weibliche Kopulationsast legen sich aneinander (Fig. 85). Beide sind mehrkernig. Wenn sie sich aneinandergelagert haben, treten in beiden Kernteilungen auf. Nunmehr wandern alle Kerne bis auf einen in den basalen Teil der Kopulationsäste zurück, und nur je einer bleibt in dem apikalen Teil zurück, der sich von dem basalen Teil durch eine Wand abgrenzt. Hierauf löst sich die trennende Wand zwischen den oberen Zellen der beiden Gametangien auf und der Kern der männlichen Zelle tritt in die weibliche über. Unter Umständen kann es vorkommen, daß vor der Wandbildung, durch die die Endzelle

abgeschnürt wird, nicht alle Kerne rechtzeitig den Apikalteil der Hyphe verlassen haben. Sie werden dann in die Gametangien einbezogen und gehen zugrunde. Die beiden Sexualkerne zeichnen sich vor den in die Basalzelle zurückgewanderten durch ihre Größe aus. Während bei den *Mucoraceae* die beiden Kopulationszellen oder die weibliche sich aus. Wächst die weibliche Zelle von *Endogone* aus. In den Auswuchs, der kopfartige Gestalt besitzt, wandern die beiden Kopulationskerne ein. Der

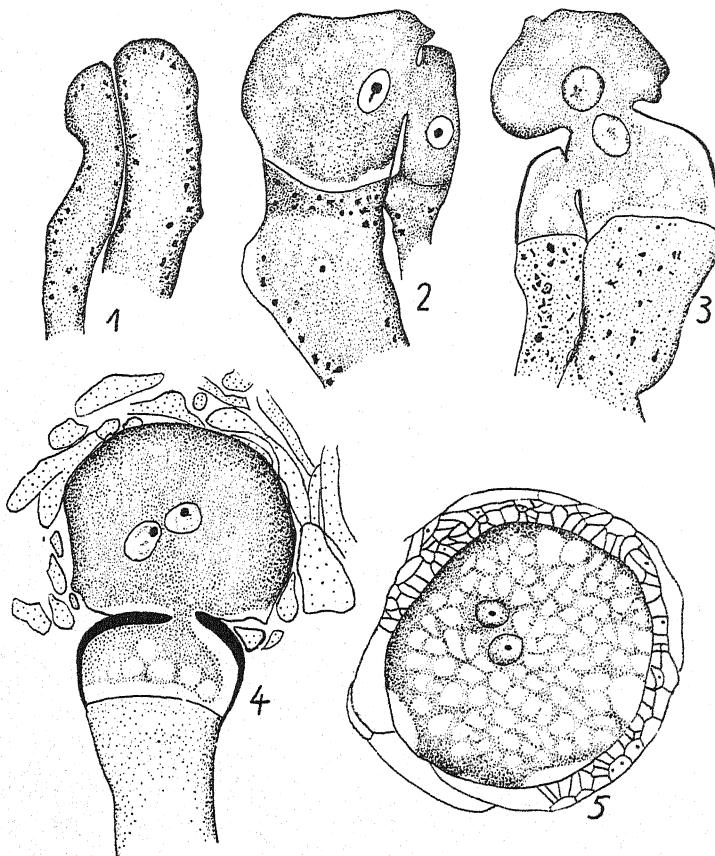


Fig. 85. *Endogone lactiflua* Berk. 1 Männlicher und weiblicher Kopulationsast; 2 die beiden Gametangien sind in Verbindung getreten; 3 der männliche Kern ins weibliche Gametangium übergetreten, das weibliche Gametangium wächst zur Zygospore aus; 4 männlicher und weiblicher Kern in der jungen Zygote; 5 Zygospore mit Flammenkrone. (Nach Bucholtz.)

Auswuchs umgibt sich mit einer knorpeligen Membran und wird von Hüllhyphen umgeben, er wird zur Zygospore. Die Kernverschmelzung findet sehr spät statt, ist aber nicht beobachtet worden. Im allgemeinen scheint bei der Gattung nur Verschmelzung zwischen einem Kernpaar vorzukommen. Bei *End. pisiformis* Lk. scheinen aber alle Kerne zur Zygotenbildung verwendet zu werden (Atkinson 1918) (wie bei den *Mucoraceae*). Die die Zygospore einhüllenden Hyphen verdicken ihre Wände stark und zeigen ein merkwürdiges Aussehen (sog. Flammenkrone). Bei *End. pisiformis* verschmelzen die Kerne in der Zygospore schon sehr bald, bei *End. lactiflua* wahrscheinlich erst bei der Zygosporenkeimung.

Gegenüber den *Mucoraceae* ergeben sich einige Unterschiede in der Fortpflanzung. Auffallend ist die stark ausgeprägte Anisogamie. Ferner wird die Zygospore mit einer

Art Fruchtkörper umgeben (Sporokarp nach Brefeld). Umhüllung der Zygosporen findet sich zwar schon bei *Mortierella* unter den *Mucoraceae*, aber bei *Endogone* werden mehrere Zygosporen, die an sich schon mit einer Hülle, der Flammenkrone, umgeben sind, in ein Hyphengeflecht eingeschlossen. Von systematischer Bedeutung ist die Art der Zygosporenbildung. Zwischen dem Ort der Zytogamie und dem der Karyogamie schiebt sich eine neue Phase ein, die zwar noch schwach, aber deutlich ausgeprägt ist, die Dikaryophase. Die Kerne wandern als Dikaryonten in eine Keimblase hinaus, die ihrerseits erst zur Zygospore wird. Isogam ist die Befruchtung bei *End. pisiformis*.

Bei manchen Arten treten sog. Chlamydosporen auf, die auch als Azygoten bezeichnet werden. Sie weisen den gleichen Bau wie die Zygosporen auf und können in ein und demselben Fruchtkörper wie die Zygoten vorkommen. Die reifen Chlamydosporen sind vielkernig, eine Kernauswanderung findet offensichtlich nicht statt. Es

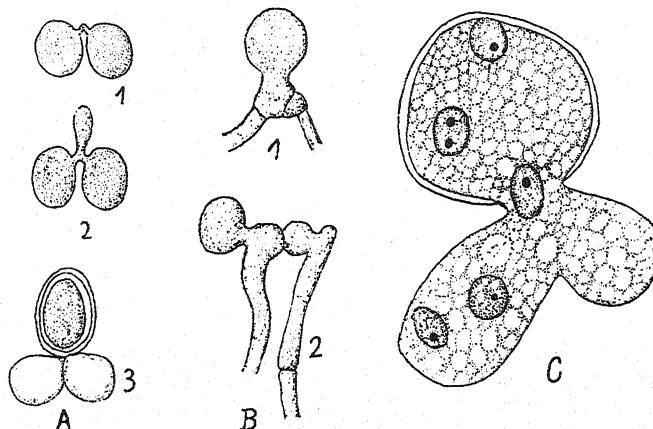


Fig. 86. A *Empusa Fresenii* Now. 1 Kopulation zweier Individuen, 2 reife Zygospore. B *Entomophthora occidentalis* Thaxter. 1 Kopulation, 2 Auswachsen der einen Kopulationszelle zur Zygospore. C *Entomophthora americana* Thaxter., die beiden Individuen haben kopuliert, die Kopulationszelle ist zur Zygote ausgewachsen. (A, B nach Thaxter, C nach Riddle.)

kann ferner vorkommen, daß zwar zwei Gametangien miteinander in Verbindung treten, der männliche Kern aber nicht überwandert, und daß sich dann die Zygosporenanlagen ohne Befruchtung als Azygoten weiterentwickeln. Allerdings ist dabei zu berücksichtigen, daß in diesen Fällen die Chlamydospore das Plasma beider Gametangien enthält. Ob Monözie oder Diözie vorliegt, kann nicht entschieden werden, da die Kultur von *Endogone* noch nicht gelungen ist. Nach Thaxter (1922) scheint aber Monözie vorzuliegen, da er beobachtete, daß die beiden Kopulationsäste nahe nebeneinander von einer Hyphe entspringen. Demnach würde der Entwicklungsgang wie bei den monözischen *Mucoraceae* verlaufen.

### c) Die Entomophthoraceae.

In dieser Familie findet sich Iso- und Anisogamie. Die Hyphen zerfallen häufig in mehrkernige Zellen, sogenannte Hyphenkörper, die sich durch Sprossung vermehren können. Zwei solche Hyphenkörper legen sich aneinander und verschmelzen, wobei sie oft zu einer kleinen Kopulationsspitze ausgezogen sein können, so bei *Empusa Fresenii* Now. (Fig. 86 A). Aus der Kopulationsstelle stülpt sich ein kugeliger Fortsatz aus, der zur Zygospore wird. Außerdem können Azygosporen gebildet werden. In anderen Fällen kann die Zygospore sich über dem einen der beiden Kopulationspartner bilden. Die Verschmelzung der Kerne erfolgt möglicherweise erst bei der Zygotenerzeugung. Da die Kopulationszellen mehrkernig sind, sind wahrscheinlich auch die Zygosporen mit mehreren Kernpaaren ausgestattet. Bei *Entomophthora occidentalis* Thaxter. (Fig. 86 B, C) kopulieren nicht Hyphenkörper, sondern die Enden von Hyphen

(Thaxter 1888), bei *Ent. sepulchralis* Thaxt. verschmelzen zwei Zellen von aneinanderliegenden Hyphen. Bei letzterer entsteht die Zygospore über der Kopulationsstelle zwischen den beiden Hyphenzellen, bei ersterer über einem seitlichen Auswuchs der einen Kopulationshyphe. Die Formen, bei denen die Zygospore dem einen Partner entspringt, sind als anisogam zu bezeichnen. Bei *Ent. fumosa* (Rees 1932) scheinen zwei benachbarte Hyphen zu kopulieren.

#### d) Die Basidiobolaceae.

*Basidiobolus ranarum* Eid. ist monözisch (Fairchild 1897). Zwei Tochterzellen einer Mutterzelle oder zwei Nachbarzellen treiben an den trennenden Wänden schnabelartige Äste hervor, die sich zu Paaren aneinanderlegen (Fig. 87). Die beiden Kerne wandern in die Schnäbel und teilen sich. Je ein Tochterkern wird an der Spitze des Schnabels durch eine Querwand abgegrenzt und geht zugrunde. Die beiden anderen Tochterkerne wandern wieder zur Basis des Schnabels zurück, wo sich inzwischen ein Porus in der trennenden Wand gebildet hat. Eine der beiden Kopulationszellen ist etwas angeschwollen. In diese Zelle wandert der Kern der anliegenden Zelle über. In der weiblichen Zelle teilen sich die Kerne nochmals, wobei wieder je ein Tochterkern zugrunde geht. Die weibliche Zelle wird zur Zygospore. Die Karyogamie findet erst später statt, je nach den Bedingungen, in denen sich die Zygote befindet. Die Zygosporenwand entstammt nicht, wie sonst bei den

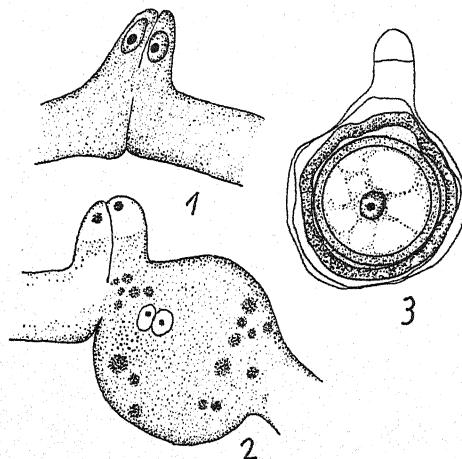


Fig. 87. *Basidiobolus ranarum* Eid. 1 Bildung der Kopulationschnäbel; 2 in den Kopulationschnäbeln degenerierende Kerne, die beiden anderen Tochterkerne in dem einen zur Zygote angeschwollenen Gametangium; 3 reife Zygospore. (Nach Fairchild.)

Nach Woycicki (1927) verschmelzen in der Zygote die beiden Kerne bald und der Zygogenkern macht zwei Teilungen durch. Von den so entstehenden vier Tochterkernen gehen drei zugrunde. Das aus der Zygospore hervorgehende Mycel ist haploid, die Diplophase dauert nur während der Kernverschmelzung an. Die Mycelien dürften jedoch nach den Ergebnissen Fairchilds kaum diözisch sein, sondern monözisch, da ja zwei benachbarte Zellen einer Hyphe miteinander kopulieren können (Autogamie).

Rückblickend lässt sich feststellen, daß die Form der Kopulation bei den *Zygomycetes* sehr einförmig ist. Die Befruchtung findet ausschließlich zwischen zwei Gametangien statt, sie kann iso- oder anisogam erfolgen. Als Produkt der Kopulation entsteht eine Coenozygote, in einigen Fällen eine einfache, mit nur einem Kernpaar. Anfänglich sind die Zygosporen noch ohne jede Hüllebildung, bei *Mortierella* und *Endogone* tritt Fruchtkörperbildung zu Tage. Zwischen Zytogamie und Karyogamie schiebt sich eine, wenn auch kurze, Paarkernphase ein, die bei den *Ascomycetes* zu größerer Ausdehnung kommt.

### Die Ascomycetes.

Bei den niederen *Ascomycetes* finden wir hinsichtlich der Sexualität eine Weiterführung der Befruchtungsvorgänge und -Organe, wie sie bei den *Phycomycetes*, insbesondere bei den *Zygomycetes*, vorhanden sind. Die beiden Kopulationspartner können

noch die gleiche Gestalt aufweisen wie bei den *Zygomycetes*. Bei den höheren Formen werden die Geschlechtsorgane in spezifischer Weise weiterentwickelt. Der weibliche Kopulationsast bekommt eine charakteristische Form, die als Ascogon bezeichnet wird. Es ist entweder einzellig und schlauchförmig, oder es wird mehrzellig hyphenartig, vielfach schraubig aufgerollt. Vielzellige Ascogene, die eine einfache oder kompliziert gewundene Hyphe darstellen, werden vielfach mit dem Namen W oroninsche Hyphe belegt. Ferner erfährt das Ascogon eine Differenzierung in Ascogonzellen, in denen die Befruchtung bzw. die Kernpaarung erfolgt (manchmal ist nur eine einzige Zelle der Ort der Plasmaverschmelzung), in Stielzellen und in Spitzenzellen, die als Empfängnisorgan für die männlichen Kerne dienen und Trichogyn e oder Trichogyn heißen. Sie können ein- oder mehrzellig sein und leiten die männlichen Kerne in die Ascogonzellen weiter. Beteiligen sie sich — wie das in den typischen Fällen, z. B. bei *Pyronema*, der Fall ist — nicht an der Befruchtung, findet in ihnen also keine Kernpaarung zwischen den weiblichen und männlichen Kernen statt, so liegen echte Trichogynen vor, beteiligen sie sich aber selbst an der Befruchtung, indem in ihnen auch Kernpaarung zwischen männlichen und weiblichen Kernen stattfindet, so sehen sie zwar noch Trichogynen ähnlich, sie verdienen aber auf Grund der anderen Funktion den Namen nicht mehr und werden dann Scheintrichogynen (Greis 1936) genannt. In den typischen Fällen ist das Ascogon morphologisch deutlich erkennbar, sei es als besonders großer Behälter oder als schraubig aufgerollte Hyphe. In manchen Fällen verliert es aber seine typische Gestalt und nähert sich nach dem Aussehen den vegetativen Hyphen. Derartige Rückbildungen sind nicht nur in großen Gruppen, etwa Familien, Unterfamilien und Gattungen zu finden, sondern in vielen Fällen verhalten sich die Arten einer einzigen Gattung verschieden und es sind alle Rückbildungsscheinungen an einer einzigen Art an den einzelnen Individuen zu sehen.

Das Antheridium ist in manchen Fällen als eine besonders gestaltete Hyphe erkennbar, die sich schraubenförmig um das Ascogon herumlegt; in anderen Fällen unterscheidet es sich weniger auffällig von den vegetativen Hyphen; in wieder anderen ist es von diesen überhaupt morphologisch nicht zu unterscheiden, sondern nur noch an der Funktion kenntlich. Endlich wird das Antheridium überhaupt von vegetativen Hyphen oder von Konidien (vielfach irrtümlich als „Spermatien“ bezeichnet) abgelöst. Ja, die Rückbildung geht noch weiter und das Antheridium ist funktionslos, in anderen Fällen überhaupt unterdrückt. An die Stelle der Antheridienbefruchtung treten sekundäre Vorgänge pseudogamer Natur, sei es, daß mit der Ascogonzelle eine Zelle des weiblichen Astes verschmilzt, oder daß mit einer als Ascogonzelle fungierenden Zelle die Nachbarzelle kopuliert und sich als Antheridium erweist. Schließlich paaren sich unter Wegfall jeder Zellverschmelzung die Kerne einer Zelle des weiblichen, vielfach noch als Ascogon erkennbaren Astes (Autogamie im strengen Sinne). In diesem Falle beträgt sich ein Teil der Kerne der betreffenden Zelle als männlich, der andere als weiblich. Endlich wird bei den *Ascomycetes* auch das Ascogon völlig rückgebildet und die Kernübertritte erfolgen zwischen zwei Hyphen, die sich in nichts von vegetativen Hyphen unterscheiden (Somatogamie), die Befruchtung findet zwischen zwei somatischen Zellen bzw. Hyphen statt. In einigen Fällen ist endlich völlig a p o g a m e Entwicklung nachgewiesen; sie verläuft ohne jeden Befruchtungsvorgang, und die bei allen vorstehend genannten Fällen stets vorhandene Kernverschmelzung (auch wenn keine Zellverschmelzung vorausging) bleibt bei den apogamen Fällen auch aus; die Entwicklung erfolgt in der Haplophase (unter Umständen angeblich auch in der Diplophase, wofür aber kein Beweis erbracht ist). Das Charakteristische der *Ascomyceten*-Sexualität ist daher die Labilität der Befruchtungsvorgänge, soweit es sich um den ersten Teil der Befruchtung handelt, nämlich um die Zytogamie. Die Befruchtung eines typischen Ascogons durch ein Antheridium wird durch verschiedene Ersatzvorgänge ersetzt, die sekundärer Natur sind und vielfach mit dem Namen Deutergamie oder Pseudogamie belegt werden. Dies kann soweit gehen, daß die „Geschlechtsorgane“ durch vegetative Hyphen ersetzt werden, ja daß schließlich jede Befruchtung ausfällt. Während bei den niederen und auch bei höheren Formen die Ascogene stets die Fruchtkörperbildung in dem Augenblick der Befruchtung auslösen und daher auch als Archikarpe bezeichnet werden, werden bei anderen höheren Formen die Fruchtkörper zuerst angelegt, und auf diesen tritt erst

eine Hyphe auf, die sich zum weiblichen Organ entwickelt. Dabei gibt es alle möglichen Übergänge. Bei manchen Formen wird das ganze Material, das zur Fruchtkörperbildung Verwendung findet, aus den Stielzellen des Ascogons abgegeben, dem die Hüllhyphen entsprossen. In anderen Fällen beteiligen sich neben den Ascogonstielzellenhyphen noch andere, dem Mycel entstammende Hyphen beim Aufbau des Fruchtkörpers; schließlich wird der Fruchtkörper nur noch von vegetativen Hyphen ohne Beteiligung von Hyphen des weiblichen Organs gebildet. Mit anderen Worten, der Sexualvorgang ist nicht mehr von der Bedeutung, wie er es bei den *Phycomycetes* ist; aus der obligaten Befruchtung wird eine fakultative. Die Fruchtkörper können auch ohne jeden Sexualvorgang entstehen. In der schärfsten Weise kommt dies bei den Nebenfruchtformen der *Ascomycetes*, den *Fungi imperfecti*, zum Ausdruck, und hier wieder bei den Formen mit krugförmigen Fruchtkörpern, bei den *Sphaeropsidales*, die, wie schon der Name sagt, den *Sphaeriales* unter den *Ascomycetes* aufs Haar gleichen und nur durch die im Innern sich anders vollziehende Sporenbildung unterschieden werden können. Möglicherweise lässt sich das Auftreten bzw. das Vorhandensein der Fruchtkörper der Imperfekten in der Weise erklären, daß es sich lediglich um *Ascomyceten*-Fruchtkörper handelt, die sich nach dem Erlöschen der Sexualität apogam entwickeln und daher bei völliger Rückbildung der Geschlechtsorgane statt der Ascosporen nur noch Konidien ausbilden, indem bestimmte Hyphen des Fruchtkörperstromas (Innengewebe) an ihren Enden kleine Zellen abschnüren (Konidien), die an Stelle der Ascosporen der Vermehrung und Verbreitung dienen. Bei den *Fungi imperfecti* finden wir ganz die gleichen Fruchtkörperbildungen wie bei den *Ascomycetes*. Die Möglichkeit einer derartigen Entstehung der Imperfekten-Fruchtkörper ist bei der Labilität der Geschlechtsvorgänge der *Ascomycetes* ohne weiteres gegeben.

Ein weiterer Unterschied gegenüber den bisher besprochenen Pilzgruppen tritt bei den *Ascomycetes* zu Tage: die zeitliche und örtliche Trennung der Zyg- und Karyogamie. Zwar finden wir bei den *Zygomycetes* schon Anklänge der Verzögerung der Kernverschmelzung, deutlich ausgeprägt begegnet sie uns aber erst bei den *Ascomycetes*. Zwischen die Zygogamie und die Karyogamie schiebt sich eine neue Phase, ein neues Gewebe ein, die dikaryotische Phase, das ascogene Gewebe. Es zeichnet sich durch den Besitz von paarkernigen Zellen aus. Die beiden Kernpartner sind die männlichen und weiblichen Kerne, die bei der Zygogamie zueinandergebracht wurden. Hand in Hand mit der Trennung der beiden Teilvergänge der Befruchtung — wobei der erste, die Zygogamie, nicht das Wesentliche ist — geht eine Entwertung der Geschlechtsorgane, besonders der weiblichen. Sie sind nicht mehr der Ort der Kernverschmelzung und damit auch nicht mehr der Ort der Sporenbildung. Beide Prozesse sind in ein neues Organ verlegt, in den Ascus, der zugleich als Zeugite und als Gonotokont fungiert. Der Ascus ist weiter nichts als ein Keimsporangium. Bei den *Zygomycetes* tritt es uns erstmalig in typischer Weise entgegen. In dem Keimsporangium kann bei den *Zygomycetes* bereits die Reduktionsteilung und Sporenbildung ablaufen, während in anderen Fällen auch die Kernverschmelzung bereits verzögert ist und erst in den Keimhyphe stattfinden kann. Auch bei den *Ascomycetes* wird uns die gleiche Erscheinung begegnen. Bei den niederen Formen sind Ascogon und Ascus, also Ascogon und Keimsporangium, noch nicht endgültig voneinander getrennt, die Dikaryophase ist noch kurz; dementsprechend laufen Zygogamie, Karyogamie und Reduktionsteilung noch in unmittelbarer Nähe ab. Bei anderen Formen vergrößert sich die Dikaryophase und die Kernverschmelzung kann noch im Ascogon stattfinden, die Reduktion dagegen findet erst im Keimsporangium (Ascus) statt. Schließlich spielt sich auch die Kernverschmelzung im Keimsporangium, im Ascus, ab. (Über die Ascusbildung s. bei den Haken.)

Von Seiten englischer Schulen, insbesondere jener von Harper und Gwynne-Vaughan, wird für manche *Ascomycetes* das Vorkommen zweimaliger Kernverschmelzung angegeben. Untersuchungen anderer Forscher ergaben in mehreren Fällen gegenteilige Resultate, andere Formen wurden noch nicht nachuntersucht. In den letzten Jahren wurden in derartigen Fällen von den englischen Schulen Chromosomenzählungen vorgenommen, die sich mit der Ansicht einer doppelten Kernverschmelzung (auch als doppelte „Befruchtung“ bezeichnet) decken sollen. So ist in den Kernplatten der ersten Teilung des Zygotenkernes im Ascus die Chromosomenzahl viermal so hoch wie in den

Kernteilungen in den vegetativen Hyphen und doppelt so hoch wie in den Kernplatten der ascogenen Hyphen. Neueste Untersuchungen d. Verf. (erscheinen demnächst) ergaben bei *Erysiphe Martii* Lév. und *Pyronema confluens* (Pers.) Tul. hinsichtlich der Chromosomenverhältnisse folgende Ergebnisse. Bei beiden Arten kommen sowohl im Ascogon wie in den ascogenen Hyphen diploide Kerne vor. Desgleichen kommen in den Ascis tetraploide Zygotenerne vor. Dies läßt im ersten Augenblick darauf schließen, daß tatsächlich die von den englischen Schulen angenommenen Kernverschmelzungen im Ascogon vorkommen. Dies ist aber nicht der Fall, sondern die doppelte Chromosomenzahl in den Ascogenen und ascogenen Hyphen kommt dadurch zustande, daß bei einer Kernteilung während der Anaphase schon die Äquationslängsteilung der darauffolgenden Kernteilung durchgeführt wird, wobei die Chromosomen vollkommen längsgespalten werden und auf diese Weise in jedem Tochterkern die doppelte Anzahl von Chromosomen vorhanden ist. Bei der nächsten Teilung werden die Chromosomen nochmals längsgespalten und so die doppelte Chromosomenanzahl erhalten. Solche diploiden Kerne können im Ascus zu einem Zygotenkern verschmelzen, wodurch tetraploide Zygotenerne entstehen. Diese werden in den Kernteilungen im Ascus wieder haploid, wobei aber in der 3. Teilung bei einem Teil der Kerne schon wieder vorzeitige Längsspalterungen der Chromosomen auftreten können, so daß erneut diploide Kerne entstehen, die nach der Sporengewinnung auf die Myzelzellen verteilt werden. So kommt es auch, daß in vegetativen Hyphen bereits diploide Kerne festgestellt werden, die aber ebenfalls nicht aus Kernverschmelzungen entstehen (wie Tandy annimmt), sondern in der geschilderten Weise. Im Ascus können aber auch ein diploider und ein haploider Kern verschmelzen, so daß triploide Zygotenerne zustandekommen, deren Chromosomenzahl im Laufe der Teilungen im Ascus ebenfalls wieder auf die Haploidzahl herabgesetzt wird. Damit scheint sich das ganze Problem in einer sehr einfachen Weise zu lösen. Wie die Herabsetzung der Chromosomenzahl erfolgt, ist in der Originalarbeit nachzulesen (Bilder konnten leider nicht mehr gebracht werden, da das vorliegende Manuskript sich schon in Druck befand, als die Frage gelöst werden konnte). Es gibt demnach bei den beiden Pilzen keine doppelte Kernverschmelzung, sondern die doppelten Kernzahlen entstehen durch Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenlängsspalterung.

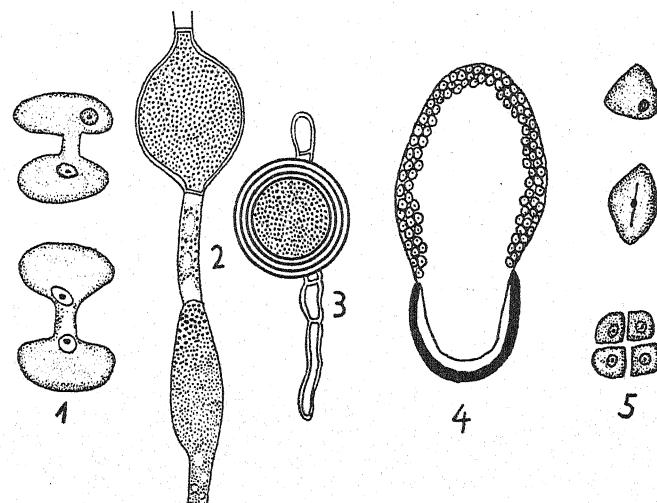


Fig. 88. *Protomyces macrosporus* Unger (1–3). 1 Kopulierende Ascosporen; 2 junge, 3 reife Chlamydospore (= Hypoascus); 4 Chlamydospore (Hypoascus) von *Protomyces pachydermis* Thüm. mit einem Epiauscus auskeimend, Kerne am Wandbelag; 5 *Protomyces macrosporus* Unger: aus jeder Sporenmutterzelle im Plasmawandbelag des Ascus entstehen durch zwei Teilungen je vier Ascosporen. (1–3 nach De Bary, 4–5 nach v. Büren.)

## I. Die Protascomycetes.

Die Befruchtungsvorgänge der *Protascomycetes* bewegen sich noch auf einer relativ niederen Stufe. Neben Anisogamie finden wir Isogamie, indem zwei Hyphen miteinander verschmelzen. Schließlich können schon zwei Ascosporen (*Protomyces*) oder

zwei vegetative Zellen unter Hologamie (*Saccharomycetes*) miteinander verschmelzen, oder es kann Kernverschmelzung zwischen zwei Kernen einer Zelle eintreten (*Ascoidea*). Typische Ascogone finden wir noch nicht vor. Der Ascus ist anfangs noch vielkernig, bei den abgeleiteteren Formen typisch achtkernig. Die beiden Kopulationszellen wandeln sich zum Ascus um, oder nur eine der beiden Zellen wird zum Ascus. Unsicher scheint die Stellung von *Protomyces* und *Pericystis Apis*, bei denen im Ascus mehrere Kerne zu Zygotenernen verschmelzen, während sonst der Ascus nur einen einzigen Zygotenkern aufweist. Der Ascus beider Formen wäre, wenn sich die Ascomycetenatur der Pilze bestätigen sollte, ein sog. Synascus (da mehrere Zygoten in ihm enthalten sind) und stünde völlig isoliert da.

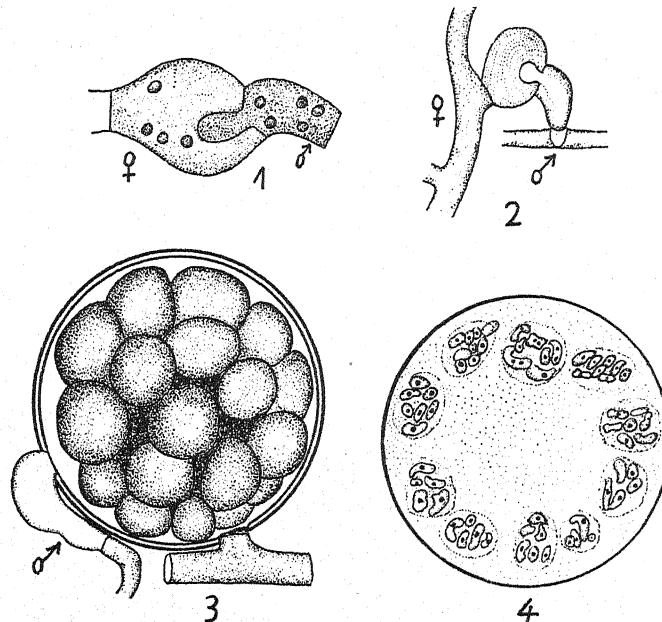


Fig. 89. *Pericystis Apis* Maassen. 1 Die männliche Zelle hat einen Kopulationsschlauch in die weibliche Zelle getrieben; 2 ebenso; 3 in der angeschwollenen weiblichen Zelle haben sich die Ascosporenbälle gebildet, das leere Antheridium liegt der weiblichen Zelle an; 4 die Bildung der Ascosporenbälle. (1, 4 nach Varitchak; 2, 3 nach Claussen.)

Die Ascosporen von *Protomyces macrosporus* Unger sind einkernig und kopulieren schon bald nach ihrer Befreiung aus dem Ascus paarweise, wobei der Kern jeder Spore in den Kopulationskanal eintritt. Ob sich die Kerne nur paaren oder ob sie bald verschmelzen, ist unbekannt (von Büren 1915, 1922). Nunmehr wächst die Kopulationszelle zu einem Mycel heran. In den Wirtspflanzen schwellen die Hyphen interkalar oder endständig zu blasigen Zellen an, die sich in Dauersporen umwandeln (Chlamydo-sporen). Diese keimen nach dem Winter mit einem Keimsporangium. Die Chlamydo-spore ist ein Hypoascus, das Keimsporangium ein Epiaclus. Im letzteren vollzieht sich die Sporenbildung. Die Kerne im peripheren Plasmachlauch umgeben sich mit Plasmaportionen und werden zu sogenannten Sporenmutterzellen. Nunmehr teilt sich jeder Kern zweimal und es entstehen je vier Tochterkerne, die sich zu Ascosporen umwandeln (Fig. 88). Da die Reduktionsteilung bei der Teilung der Sporenmutterzellen ablaufen dürfte, so ist der Ascus wahrscheinlich ein sogenannter Synascus, ein Ascus mit vielen Zygotenernen (s. Verwandtschaft).

*Pericystis Apis* Maassen zeigt folgenden Befruchtungstypus (Fig. 89). Die Ascosporen keimen zu haploiden Mycelien heran. Das männliche Mycel ist im Wuchs kleiner als das weibliche. Da der Unterschied konstant ist und auch durch die Zygote

sich erhält, so liegt ein sekundärer Geschlechtsunterschied vor. Die Zellen der beiden Mycelien sind mehrkernig. Wenn die Geschlechtsreife eingetreten ist, so beginnen sich zwei Hyphen aneinander zu legen. Anfangs sind diese morphologisch nicht zu unterscheiden. Bald macht sich ein Größenunterschied bemerkbar. Die weibliche Zelle (das weibliche Gametangium) schwollt unter Kernteilung an. Die männliche Zelle treibt in die weibliche einen Befruchtungsschlauch. Aus der männlichen Hyphe treten die Kerne über und der Befruchtungsschlauch degeneriert. Die weibliche Zelle wächst nunmehr zum Ascus heran, nachdem die männlichen und weiblichen Kerne verschmolzen sind. Die diploiden Kerne wandern an die Peripherie der weiblichen Zelle (des Ascus) und umgeben sich mit je einer Plasmaportion. In dieser teilen sich die Kerne wiederholte Male — wahrscheinlich unter Reduktion der Chromosomenzahl —, und jeder Plasmaballen wandelt sich in eine Anzahl von Ascosporen um, die einkernig sind (Clausen 1921, Varitchak 1933).

Von den *Ascomycetes* unterscheidet sich der Pilz durch die Verschmelzung mehrerer Kerne im „Ascus“, der daher als ein Synascus bezeichnet wird (Varitchak). Gemeinsam mit den *Ascomycetes* ist die eigentümliche Bildung, die als Ascus bezeichnet wird. Der Pilz ist streng diözisch und die beiden Geschlechter spalten im Verhältnis 1 : 1 (Clausen).

Ein anderer Pilz, dessen Zugehörigkeit zu den *Ascomycetes* ebenfalls noch nicht sicher ist, ist *Spermophthora Gossypii* Ashby et Howell. Dieser Pilz hat nach Guilliermond (1928) folgenden Entwicklungsgang (Fig. 90). Das Mycel besteht aus vielkernigen, nicht septierten Hyphen. An den Hyphen grenzen sich Sporangien ab, die anfangs 5 bis 8 Kerne aufweisen. Nunmehr folgen zwei simultane Kernteilungen und aus den Kernen gehen bis 40 einkernige sickelförmige Endoknidien hervor. Diese gelangen durch einen Riß in der Sporangienwand ins Freie. Entweder noch im Sporangium oder im Freien kopulieren zwei Konidien, ähnlich den Sporidien der *Ustilagineae*, mit einem kurzen Kopulationskanal. Die beiden Kerne verschmelzen zum Zygotezkern und die Kopulationsstelle wächst zu einer diploiden Hyphe heran, die sich zum Mycel entwickeln kann, an dem Ascii entstehen, oder sofort zu einem Ascus wird. Nicht alle Konidien eines Sporangiums kopulieren, sondern viele keimen zu einem Mycel aus, das der Haplophase angehören dürfte. Nach Guilliermond sollen aus solchen Konidien auch diploide Mycelien hervorgehen, und zwar ohne vorausgehende Kopulation. Dies ist sehr unwahrscheinlich. Es kann sein, daß im Sporangium eine Kopulation schon stattgefunden hat und die eine Konidie abgefallen ist, nachdem der Kern in die andere übergetreten ist, zumal anisogame Kopulation beobachtet wurde und ebenso die Kopulation von Konidien noch innerhalb des Sporangiums. Hier müssen daher noch weitere Untersuchungen einsetzen. Das diploide Mycel, das aus der Kopulation zweier

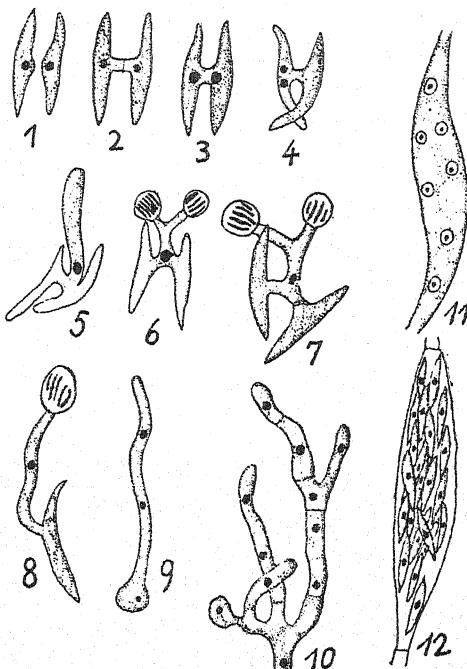
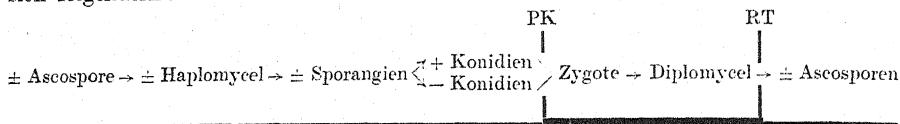


Fig. 90. *Spermophthora Gossypii* Ashby et How. 1—4 Kopulation von Sporangiosporen, 5 Auswachsen des Kopulationsschläuches zum diploiden Pflänzchen, 10 diploides Pflänzchen; 6, 7 Entstehung von Ascis mit stäbchenförmigen Sporen aus dem Kopulationsschläuch; 8 parthenogenetische Entwicklung eines Ascus aus einem Keimschlauch einer Sporangiospore; 9 keimende Ascospore; 11 junges, 12 reifes Sporangium mit Sporangiosporen. (Nach Guilliermond.)

Konidien hervorgegangen ist, bildet früher oder später Ascus mit 8—12 Ascosporen. Dabei dürfte die Reduktionsteilung stattfinden. Die Ascosporen keimen zu Mycelien, die vermutlich haploid sind, und die Sporangien sind dann ebenfalls haploid. Die Sporangien als Gametangien zu bezeichnen, dürfte nicht richtig sein, wie aus der Tatsache hervorgeht, daß nicht alle Konidien sich als geschlechtliche Konidien verhalten. Die Kopulation ist daher keine Gametogamie, sondern als Verschmelzung zweier Konidien eine Somatogamie.

Von allen anderen *Ascomyces* unterscheidet sich *Spermophthora* — falls es wirklich ein Ascomycet ist — neben einigen *Saccharomyces*-Arten durch den antithetischen Generationswechsel. Es ist also ein Haplo-Diplobiont und der Entwicklungsgang stellt sich folgendermaßen dar:



Nach dieser Auffassung wäre der Pilz monözisch mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung. Sollte sich wider Erwarten herausstellen, daß die Reduktionsteilung nicht im Ascus, sondern in den Sporangien erfolgt, dann wäre der Pilz möglicherweise diözisch. Er würde dann aus dem Rahmen der niederen Pilze und der *Ascomyces* herausfallen und ein Diplobiont sein. Die Haplophase würde sich dann nur auf die Konidien beschränken (ähnlich wie bei *Hypochnus terrestris* und *Nidulariopsis* unter den *Basidiomycetes*, wo die Haplophase auf die Basidiosporen beschränkt ist). Die Einteilung der *Ascomyces* in Diplobiontiae (mit *Spermophthora*) und Haplobiontiae (alle übrigen *Ascomyces*), die Nannfeldt vorschlägt (1932), dürfte verfrührt sein, solange nicht der Ort der Reduktionsteilung sicher festgestellt ist. Zwischen dem Diplo- und Haplomycel bei *Spermophthora* besteht insofern ein Unterschied, als ersteres septiert, letzteres unseptiert ist. Es ist auch an die Möglichkeit zu denken, daß die als „Ascus“ angesprochenen Gebilde keine Ascii sind, nämlich dann, wenn in ihnen die Reduktionsteilung nicht erfolgen würde. Sie würden dann eher Sporangien sein, und die „Sporangien“ würden die wahren Ascii darstellen. Dann würde sich die gleiche Schwierigkeit ergeben wie bei *Pericystis*, daß es sich nämlich um einen „Synascus“ handeln würde. Die Sachlage ist daher in keiner Weise geklärt, und aus diesem Grunde sind auch die phylogenetischen Erwägungen, die an den Pilz geknüpft wurden, zumindest verfrührt. Man hat versucht, den Pilz als ein Zwischenstadium zwischen den *Phycomyces* und *Ascomyces* zu betrachten. Faßt man nämlich einerseits den Pilz als einen *Ascomyceten* auf, andererseits die Sporangien als Gametangien, so muß man notgedrungen erweise die Wurzel von *Spermophthora* bei den niederen *Phycomyces* suchen (Guilliermond 1928, Nannfeldt 1932). Faßt man mit Gäumann (1940), wie dies auch hier geschehen ist, die in den Sporangien entstehenden Sporen als Konidien (nicht als Gameten) auf, so ist die Befruchtung eine Somatogamie und die Befruchtung ist keine primäre, sondern eine abgeleitete, eine rückgebildete. Würde die Reduktionsteilung nicht im „Ascus“ stattfinden, so müßte der Pilz aus den *Ascomyces* entfernt werden, oder man müßte sich mit einem *Ascomyceten* begnügen, der einen Synascus besitzt (nämlich das jetzige Sporangium), was zu sehr großen Schwierigkeiten in der Ascusableitung führen könnte.

Als ein Synascus galt lange Zeit auch der Ascus von *Ascoidea rubescens* Bref. Nach den neueren Untersuchungen (Varitchak 1931) hat sich dies aber als Irrtum herausgestellt (Fig. 91). Es verschmelzen in ihm nämlich nicht viele Kerne, wie aus der Vielkernigkeit des Ascus zu erwarten war, sondern nur ein einziges Kernpaar. Das Mycel des Pilzes ist septiert und hat vielkernige Zellen. An ihm entstehen mehrkernige Konidien. Irgendeine Hyphe wandelt sich zu einem Ascus um, ohne daß eine Hyphenkopulation vorausgegangen wäre. Die Endzelle der betreffenden Hyphe ist vielkernig, aber nur ein einziges Kernpaar verschmilzt zum Zygoterkern, dem primären Ascuskern. Die übrigen Kerne gehen zugrunde. Der diploide Kern teilt sich wiederholte Male, wahrscheinlich unter Reduktion der Chromosomenzahl. Um die Tochterkerne des Zygoten-

kerns werden aus dem Plasma die Ascosporen herausgeschnitten, die einkernig sind. Während der Kernteilungen des Zygotenkernes teilen sich auch die nicht am Sexualakt beteiligten Kerne des jungen Ascus, werden aber wahrscheinlich nicht zur Sporenbildung verwendet (was jedoch nicht ganz sicher ist). Die Keimung der Ascosporen ist unbekannt. Der Ascus des Pilzes ist nach dem Gesagten tatsächlich ein Ascus und kein „Haplosporangium“, wie schon angenommen wurde. Bei einer Form aus Nordamerika scheint die Entwicklung in der Haplophase zu verlaufen, also ohne Kernverschmelzung (Walker 1931, 1935). Die Entwicklung der oben geschilderten Form verläuft nach dem Gesagten autogam.

Eine ähnliche Ascusentwicklung besitzt *Dipodascus* nach den Untersuchungen von Biggs (1937). Nur verläuft hier die Entwicklung nicht autogam im strengen Sinne, da Zellverschmelzung vorkommt, wenn auch von Nachbarzellen einer Hyphe (Fig. 92, 1—6). Der Pilz ist daher monözisch. Nach Biggs verläuft die Entwicklung von *Dipodascus uninucleatus* Biggs in folgender Weise: Die Ascosporen sind einkernig, ebenso die Zellen der aus ihnen hervorgehenden Mycelien. Diesseits und jenseits einer Hyphenquerwand ballt sich Plasma an, die Kerne rücken in die Nähe der Querwand und teilen sich. Es wird je eine kleine Zelle abgegrenzt, die als Gametangium zu bezeichnen ist. Zwischen den beiden Gametangiengen löst sich die Querwand auf und die beiden Kerne verschmelzen. Die Kopulationszelle wächst lateral zum Ascus aus. Der diploide Kern teilt sich, wahrscheinlich unter Reduktion der Chromosomen, und es entstehen zahlreiche Ascosporen.

Die Ascusbildung von *Dipodascus albidus* Lagerh. vollzieht sich in der gleichen Weise (Juel 1902, 1921; Dangeard 1907). Die Hyphenzellen und die Gametangiengen sind jedoch vielkernig (s. Fig. 92, 7—10). Die beiden Gametangiengen, die als seitliche Auswüchse zu beiden Seiten einer Querwand entstehen, sind in ihrer Größe leicht verschieden (schwache Anisogamie). Die Kerne des einen Fortsatzes treten in den anderen über, aber es verschmelzen unter den vielen Kernen nur zwei zum Zygotenkern, aus dem die vielen Ascosporen entstehen. Die restlichen Kerne sind wahrscheinlich nicht an der Sporenbildung beteiligt. Bei dem vielkernigen *Dipodascus albidus* findet also eine Privilegierung zweier Kerne statt, da nur ein Kernpaar sich als Geschlechtskerne beträgt. Die andere Art besitzt überhaupt nur einkernige Zellen. *Dipodascus albidus* verhält sich ähnlich wie *Ascoidea*. Er ist monözisch wie *Dip. uninucleatus*.

*Eremascus fertilis* Stoppel hat im allgemeinen einkernige Zellen, manche sind aber auch mehrkernig. Zwei Zellen, die bei der Fortpflanzung miteinander verschmelzen, sind jedoch stets einkernig (Fig. 93). Es verschmelzen entweder zwei Nachbarzellen einer Hyphe oder zwei Zellen, die verschiedenen Hyphen angehören. Verschmelzen zwei Nachbarzellen einer Hyphe, so treiben diese je einen Schnabel aus. Die Schnäbel treten in Verbindung, die Kerne der beiden Zellen teilen sich und geben einen Tochterkern in den Schnabel ab. Die Kopulationsbrücke schwollt kugelig an und in ihr verschmelzen die beiden Kerne. Die Zygote bildet sich zum Ascus um, in dem die Reduktionsteilung und die Bildung von acht Sporen abläuft. Neben dieser normalen Entwicklung können sich einzelne Kopulationsäste ohne jede Befruchtung zu Ascis entwickeln. Es kann auch vorkommen, daß sich zwei Kopulationsäste zwar aneinanderlegen, aber nicht verschmelzen; sondern jeder für sich entwickelt sich parthenogenetisch zum achtsporigen Ascus weiter. Der Pilz ist monözisch, die Kopulation verläuft isogam (Guilliermond 1909). Nur in Ausnahmefällen werden die beiden Kopulations-

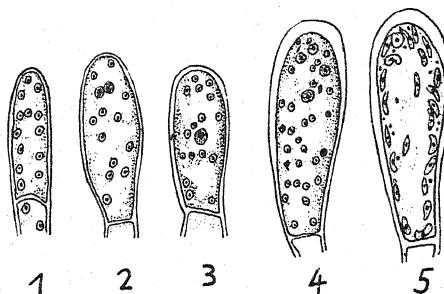


Fig. 91. *Ascidea rubescens* Bref. 1 Ende einer vegetativen Hyphe; 2 zwei Kerne sind paarig angeordnet und sind größer als die übrigen Kerne; 3 die beiden Kerne zum Zygotenkern verschmolzen; 4 der Zygotenkern hat sich in vier Tochterkerne geteilt; 5 die aus den Tochterkernen des Zygotenkerns hervorgegangenen Ascosporen, die übrigen Kerne sind degeneriert. (Nach Varitchak.)

äste etwas länger ausgebildet und können sich dann in einer halben Windung aufrollen. Lange Kopulationsäste, die sich spiraling umeinanderlegen, bildet *Er. albus* Eid. aus. Ihre Zytologie ist unbekannt.

Ähnlich wie *Eremascus* entwickelt sich *Endomyces fibuliger* Lindn., aber die beiden Kopulationsäste treten nicht immer in Verbindung und die Ascii entwickeln sich parthenogenetisch (Fig. 94 A). In diesen Fällen entwickeln sich in den Ascii vielfach nur vier Sporen, auch kommt oft nur einer der beiden Kopulationsäste zur Sporenbildung. In anderen Fällen treten noch die beiden Kerne zusammen, aber sie verschmelzen nicht. Die Ascii können in Ketten stehen (Fig. 94 B). Bei den übrigen *Endomyces*-Arten fehlt fast durchweg jede Kopulation zwischen zwei Zellen, und die Ascii bilden vier Sporen

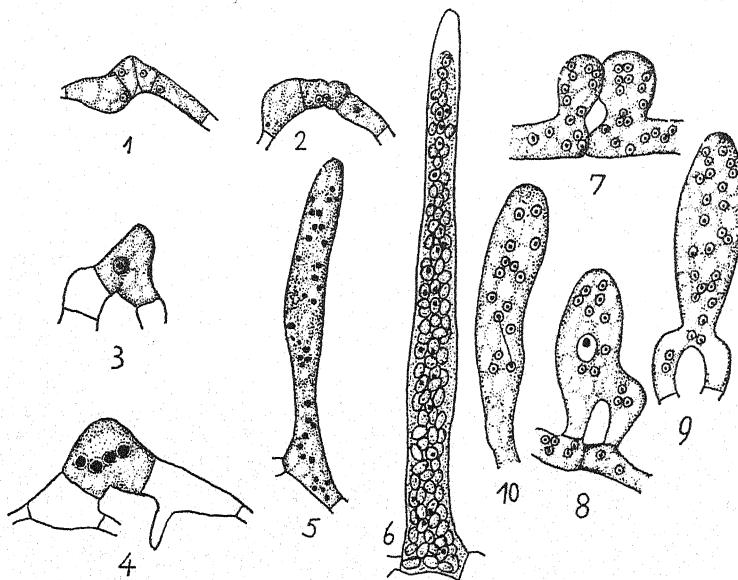


Fig. 92. 1—6 *Dipodascus uninucleatus* Biggs. 1 Die beiden Kopulationshyphen haben je eine Gametangienzelle abgegliedert; 2 die Gametangien sind verschmolzen; 3 die beiden Kerne sind verschmolzen; 4 der Zygotenkern hat sich in vier Tochterkerne geteilt; 5 junger, 6 reifer Ascus. 7—10 *Dipodascus albidus* Lagh. 7 Die Kopulationszellen haben sich aneinandergelegt; 8 je ein Kern der beiden Kopulationszellen sind verschmolzen; 9 Auswachsen der Kopulationszelle zum Ascus; 10 Teilung des Zygotenkernes, die übrigen Kerne teilen sich nicht und gehen später zugrunde. (1—6 nach Biggs, 7—10 nach Juel.)

auf parthenogenetische Weise aus. In der Gattung ist daher bei vielen Arten Geschlechtsverlust festzustellen.

*Endomyces Magnusii* Ludw. dagegen ist fertil, und die Befruchtung vollzieht sich unter Anisogamie (Guilliermond 1909). Die männlichen und weiblichen Hyphen des monözischen Pilzes sind schon frühzeitig durch ihre Größe verschieden (Fig. 94 C). Die männlichen sind inhaltsarm und schlank, die weiblichen angeschwollen und plasmareich. Beide Hyphen weisen mehrere Kerne auf. Sie wachsen aufeinander zu und treten in Kopulation. Vor der Verschmelzung gliedert die männliche Hyphe eine einkernige Endzelle ab, die zum Antheridium wird. In der weiblichen Hyphe liegen alle Kerne mit einer Ausnahme am basalen Teil der Zelle, einer liegt an der oberen Zellspitze. Nach der Auflösung der trennenden Wände paaren sich der Antheridium- und der Ascogonkern. Inzwischen werden die übrigen Kerne des Ascogons durch eine Wand abgegrenzt. In manchen Fällen ist das Ascogon von Anfang an einkernig. Der Zygotenkern wandert in die Mitte des Ascogons und teilt sich zweimal, so daß vier Sporen entstehen. Auch bei dieser Art kommt Parthenogenese vor.

Von den Hefen sei *Schizosaccharomyces octosporus* Beij. genannt (Guilliermond 1917). Hier findet die Befruchtung in Form von isogamer Hologamie statt, indem zwei

gleichgroße Individuen miteinander als Ganzes verschmelzen (Fig. 95 A). Sie treiben einen kurzen Kopulationsschlauch. Die Kerne der beiden Zellen wandern in die Kopulationsbrücke und verschmelzen hier zum Zygontenkern. Die anfangs schmale Brücke wird breiter, so daß in vielen Fällen die beiden Individuen nicht mehr erkennbar sind. Hin und wieder bildet die Hefe kleine Zellketten und die Kopulation erfolgt zwischen zwei aneinanderliegenden Zellen (Adelphogamie). Der Kopulationskern teilt sich dreimal und es werden acht Sporen ausgebildet. Ein Teil des Ascusplasmas wird nicht zur Sporenbildung verwendet (Epiplasma). Außer achtsporigen können auch vierporige Ascii vorkommen, indem die dritte Teilung unterbleibt. Parthenogenetische Entwicklung findet bei der Art ebenfalls statt, doch gehen ihr stets vergebliche Kopulationsversuche voraus. Der Pilz ist monözisch, da die Abkömmlinge (Klon) aus einer Zelle miteinander reagieren können. *Sch. pombe* weicht etwas ab, indem die Kopulation und die erste Teilung des Zygontenkerns in der Brücke stattfindet, dann aber jeder der beiden sekundären Kerne in den hantelf-

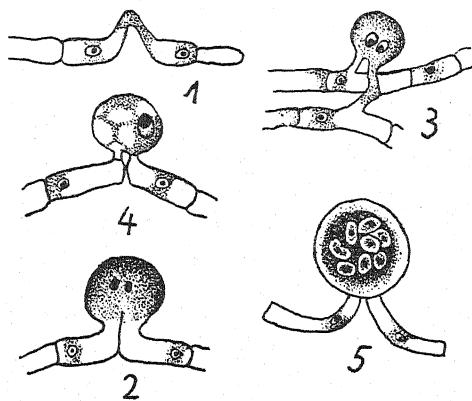


Fig. 93. *Eremascus fertilis* Stoppel. 1, 2 Hyphenkopulation; 3 die Kopulationsstelle zum jungen Ascus ange schwollen; 4 die beiden Kerne verschmolzen; 5 reifer Ascus mit acht Sporen. (Nach Guilliermond.)

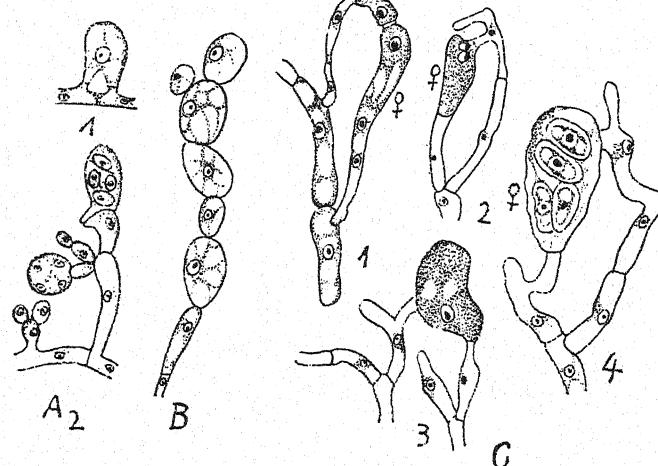


Fig. 94. A *Endomyces fibuliger* Lindner. 1 Kopulation zweier seitlicher Hyphenfortsätze; 2 einzelne Zellen haben sich parthenogenetisch zu Ascii entwickelt. B *Endomyces capsularis* (Schöning) Guill., kettenförmige Ascusentstehung. C *Endomyces Magnusii* Ludw. 1 Zwei verschiedene große Gametangien haben sich aneinandergelegt, 2 der Kern der männlichen in die weibliche Zelle übergetreten, 3 die beiden Kopulationskerne zum Zygontenkern verschmolzen, 4 reifer vierporiger Ascus mit anliegendem Antheridium. (Alles nach Guilliermond.)

förmigen Teil der Zygote zurückwandert und sich dort teilt. Es entsteht ein vierporiger Ascus, der hantelförmig ist, da sich die Kopulationsbrücke nicht erweitert.

*Saccharomyces ludwigii* Hansen weicht von den genannten Hefen dadurch ab, daß die Ascosporen sich schon als Gametangien betragen und noch im Ascus paarweise verschmelzen (Fig. 95 B). Auch kann es vorkommen, daß eine Spore eine Keimhyphe

austreibt, die zu einem anderen Ascus heranwächst, worauf eine Spore des zweiten Ascus mit der Spore des ersten, die den Schlauch getrieben hat, kopuliert. Der Keimschlauch ist daher in diesem Falle ein Kopulationsschlauch. Der Kopulationsschlauch (die Brücke) treibt einen kurzen Fortsatz, der hefartig sproßt. Die Ascis sind zwei- oder vierporig. Die Sporen entstehen durch zweimalige Teilung des Zygotenkernes. Zwei einkernige Sporen verschmelzen und in der Kopulationsbrücke findet die Kernverschmelzung statt. Zu bemerken ist, daß die Kernverschmelzung nicht im Ascus, sondern in der Kopulationsbrücke stattfindet. Der Kernphasenwechsel ist noch unbekannt. Ist die erste Teilung des Zygotenkernes die reduzierende, so würde die Reduktionsteilung an ungewohnter Stelle, nämlich nicht im Ascus, sondern im Kopulationskanal stattfinden; ist sie nicht die reduzierende, so müßte ein Teil der Zellgenerationen der Diplophase angehören, und die diploiden Zellen müßten später zur Ascusbildung schreiten. Die Ascosporen könnten dann unter Reduktionsteilung wieder haploid

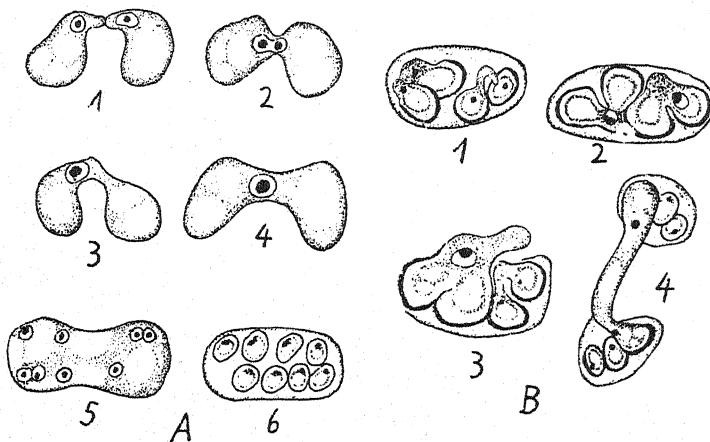
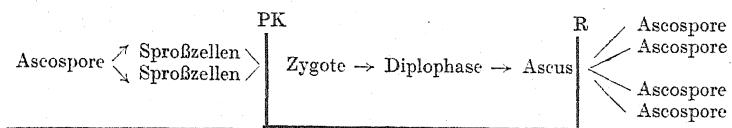


Fig. 95. *A Schizosaccharomyces octosporus* Beij. 1—4 Kopulation zweier Individuen, 5 junger, 6 reifer Ascus mit acht Sporen. *B Saccharomyces Ludwigii* Hansen. 1—2 paarweise Kopulation von Ascosporen im Ascus, 3 Auskeimen der Zygoten, 4 zwei Sporen verschiedener Ascis haben kopuliert. (Alles nach Guilliermond.)

werden, die Reduktionsteilung könnte also an der gewohnten Stelle stattfinden, zu welcher Auffassung Guilliermond (1905) neigt.

Eine Reihe von *Saccharomyces*-Arten, so z. B. *S. cerevisiae*, *S. Pastorianus*, *S. ellipsoideus*, *S. validus* u. a., galten bisher als apogam. Dies stellte sich aber als unrichtig heraus (Satava 1918, Winge 1934, Guilliermond 1936, Manuel 1936, Badian 1937). Die von den Ascosporen gebildeten Sproßzellen kopulieren bald miteinander und geben diploiden Zellen den Ursprung. Die diploiden Zellen sind geringfügig größer als die haploiden. Wachsen die haploiden Zellen mit einem Mycel weiter und kopulieren dann die Zellen zweier Mycelien, so kann man von Somatogamie sprechen. Wo erfolgt nun die Geschlechtertrennung? Diese Frage tauchte schon bei der Besprechung von *Saccharomyces Ludwigii* auf. Die Annahme, daß die Geschlechtertrennung in den jungen Sproßzellen stattfinden soll, dürfte der Sachlage nicht gerecht werden. Sie ist vielmehr in den Ascis zu suchen. Die Ascosporen sind demnach als haploid aufzufassen. Wenn nun nicht die Ascosporen schon miteinander kopulieren, sondern erst deren Sproßzellen, so ist dies das gleiche Verhalten, wie bei *Schizosaccharomyces*. Die Kopulation findet in beiden Fällen zwischen vegetativen Zellen oder Zellen eines vegetativen Mycels statt (falls ein Mycel gebildet wird). Die aus den Kopulationszellen abstammenden Zellen der Mycelien sind diploid. Die Reduktion findet bei der Ascosporenbildung statt. Es ergibt sich daher für *Saccharomyces Ludwigii* und die anderen, früher für apomiktisch gehaltenen Arten folgender Entwicklungsgang:



Da die Sproßzellen aus einer Ascospore kopulieren können, so sind die Arten monözisch. Von Bedeutung ist lediglich die Tatsache, daß bei manchen Hefen ein antithetischer Generationswechsel vorkommt, indem eine Haplo- und eine Diplophase miteinander regelmäßig abwechseln. Somit haben wir bei den Pilzen insgesamt drei antithetische Generationswechsel kennengelernt (*Allomyces*-Arten, *Spermophthora* und Hefen).

Während bei den bisher genannten Hefen der Ascus unmittelbar durch Umwandlung der beiden Gametangien entsteht, wird er bei *Nadsonia* (Fig. 96) als eine Ausstülpung der einen der beiden verschmelzenden Zellen gebildet. Nach Nadson

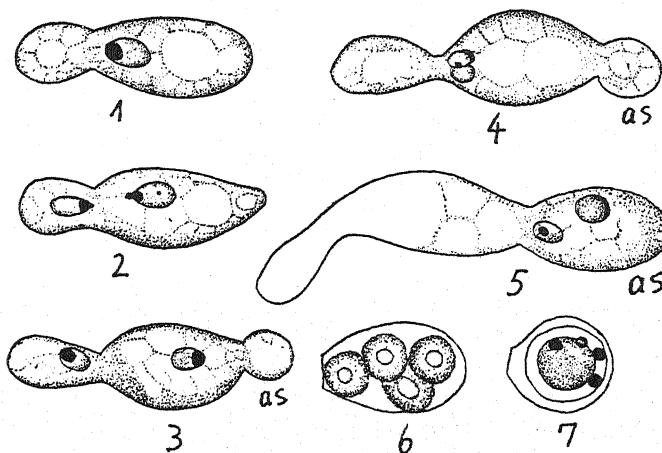


Fig. 96. Befruchtung und Sporenbildung bei *Nadsonia* Syd. 1 Aussprossen einer Zelle, 2 der Zellkern hat sich geteilt, einer davon in die Sproßzelle ausgetreten, 3 Anlage des Ascus (as), 4—5 Auswandern der beiden Kerne in den Ascus (as), 6 vierzelliger Ascus (Ausnahme!), 7 einsporiger Ascus, die übrigen drei Kerne gehen zugrunde. (Nach Guilliermond.)

und Konokotin (1911, 1913) stülpt eine Zelle eine Sproßzelle aus, der Kern der Mutterzelle teilt sich und der eine Tochterkern wandert in die Sproßzelle hinaus. Bald aber wandert er wieder in die Mutterzelle zurück und kopuliert mit ihrem Kern. Inzwischen hat sich am anderen Pole der Mutterzelle eine Sproßzelle gebildet. In diese wandern die beiden Kerne hinaus und verschmelzen dort zum Zygogenkern. Es findet also Paedogamie statt (die größere Mutterzelle kopuliert mit der kleineren Tochterzelle). Die Ascusanlage nimmt den ganzen Plasmainthalt der beiden Kopulationszellen auf. Der Zygogenkern teilt sich zweimal, so daß vier Kerne entstehen. Meist wird aber nur eine Spore gebildet, die drei anderen Kerne gehen zugrunde. Ascogon und Ascus sind hier also getrennt. Die Kerndegeneration dürfte als Rückbildung aufzufassen sein.

Rückblickend stellen wir fest, daß bei den *Protascomycetes* die Kopulation sich unter Gametangienkopulation vollzieht. Neben Iso- kommt auch Anisogamie vor. Bei den weitaus meisten Formen entsteht der Ascus unmittelbar aus den beiden Kopulationszellen oder aus einer Kopulationszelle, die sich zum Ascus umbildet. Bei *Nadsonia* tritt uns die Trennung von Ascogon und Ascus entgegen. Bei der Kopulation verschmilzt stets nur ein Kernpaar zur Zygote. Hiervon machen nur *Protomyces* und *Pericystis* eine Ausnahme, bei denen mehrere Kerne zu Zygogenkernen verschmelzen. Sollte sich die Ascomycetenatur der beiden Gattungen bestätigen, so würde sich der isolierte Fall eines Synascus ergeben. Die übrigen, früher als Synasci betrachteten Ascii sind in Wirklich-

keit einfache Ascii mit nur einem Zygogenkern. Die beiden verschmelzenden Gametangien sind morphologisch noch nicht scharf verschieden. Bei den *Euascomycetes* tritt eine scharfe Differenzierung der beiden Gametangien in Antheridien und Ascogone ein, die sich bei abgeleiteteren Formen wieder verwischen kann.

## II. Die Euascomycetes.

Der auffälligste Unterschied in den Befruchtungsvorgängen der *Euascomycetes* gegenüber den bisher genannten Formen besteht in der Zwischenschaltung der Dikaryophase zwischen Zytogamie und Karyogamie. Ferner besitzen viele *Euascomycetes* an der Basis der Ascii Haken (s. diese). Während die Haken in der Regel an die Ascusbasis gebunden sind, kommen bei den *Tuber*-Arten Haken auch an den Querwänden der weit-ausgedehnten ascogenen Hyphen vor, ein Verhalten, wie es für das dikaryotische Mycel der *Basidiomycetes* charakteristisch ist. Die Befruchtung vollzieht sich unter anisogamer Gametangiogamie; Isogamie ist selten. Bei einigen Formen findet sich Somatogamie. Typisch ist das Schwanken der Sexualvorgänge, so daß von Gametangiogamie bis Apogamie alle möglichen Fälle verwirklicht sind. Bei allen Formen ist ein typischer Ascus vorhanden, der vom Ascogon durch ein mehr oder minder ausgedehntes dikaryotisches Mycel oder dikaryotische Hyphen getrennt ist. Mit einigen unsicheren Ausnahmen findet die Karyogamie stets im Ascus statt, desgleichen die Reduktionsteilung. Die Ascii entstehen mit wenigen Ausnahmen am Ende von ascogenen Hyphen, bei einigen Formen interkalar an seitlichen Ästen derselben. Bei *Ophiostoma fimbriatum* (syn. *Ceratostomella fimbriata*) hängen die Ascii, die hier nackte Plasmabortionen darzustellen scheinen, nicht mit den Ascogonen zusammen, sondern das ascogene Gewebe isoliert sich durch Auflösung der Membranen frühzeitig aus dem Zusammenhang mit dem Ascogon. Die einzelnen Zellen des Ascogons verlieren ihre Membranen und die einzige zweikernige Zelle entwickelt sich zu einem dikaryotischen Zellkomplex, der zur Ascusbildung schreitet. Bei den meisten Formen werden die Ascosporen durch sogenannte Strahlensonen aus dem Ascusplasma herausgeschnitten, bei anderen entstehen sie durch Plasmaballung ohne Mitwirkung einer Strahlensonne (*Ophiostoma*, *Tuber*). Die Ascii sind typisch achtsporig, in anderen Fällen besitzen sie weniger, in wieder anderen mehr als acht Sporen. Bei einigen Formen keimen die Ascosporen innerhalb des Ascus mit Sproßzellen (*Taphrina*). Bei einigen niederen Formen entstehen die Ascii an der Fruchtlageroberfläche, in den überwiegenden Fällen in Fruchtgehäusen, die krug- oder schalenförmig sind.

### 1. Die Taphrinales.

Die systematische Stellung der hierher gehörigen Gattung *Taphrina* ist noch unklar. Da sie in mancher Hinsicht von den übrigen *Euascomycetes* abweicht, so in der Kopulationsform und der bei manchen Arten eigentümlichen Ascusgestalt, sei sie am Anfang besprochen, obwohl sie wahrscheinlich abgeleitete Formen enthält, die möglicherweise Rückbildungsformen von *Discomycetes* darstellen. Die Befruchtung vollzieht sich als Somatogamie zwischen zwei Sproßzellen, die von den Ascosporen abstammen. Die Somatogamie ist als Anisogamie ausgeprägt. Es verschmelzen zwar gleich große Zellen, die sich aber insofern voneinander unterscheiden, als sich die Kopulation der Kerne in einer der beiden Sproßzellen abspielt.

Die Ascosporen von *Taphrina Klebahnii* Wieb. und *T. epiphylla* Sadeb. (Wieb en 1927) keimen zu einem Sproßmycel aus. Die Geschlechtertrennung erfolgt im Ascus genotypisch. Je eine männliche und eine weibliche Sproßzelle verschmelzen; der Kern der einen tritt in die andere über und diese Zelle wächst zu einem dikaryotischen Mycel aus (Fig. 97). Die Kerne verschmelzen erst viel später, in manchen Fällen, so bei den beiden Arten, in sogenannten Chlamydosporen, die zwischen der Epidermis und Kutikula gebildet werden. Sie stellen Dauerzustände des jungen Ascus dar und sind als Hypoascus zu deuten. Die Chlamydospore keimt nach einer Ruhezeit mit einem Keimschlauch, der zum eigentlichen Ascus, zum Epiascus wird (s. Ascus). Im Epiascus

findet die Reduktionsteilung statt. Während bei *Taph. epiphylla* der Epiascus vom Hypoascus nicht durch eine Querwand abgegrenzt wird, wird er bei *T. deformans* und anderen Arten durch eine Querwand abgegrenzt. Der Hypoascus wird auch als Stielzelle bezeichnet. Bevor der Kern bei den Formen, die abgegrenzte Epiasci besitzen, in den Epiascus auswandert, teilt er sich erst, wahrscheinlich vegetativ, in zwei Kerne, von denen der eine im Hypoascus bleibt und funktionslos ist, der andere in den Epiascus wandert und dort den Sporen den Ursprung gibt. Bei *T. epiphylla* ist der Hypoascus sklerosiert, bei *T. aurea* nicht. *T. deformans* ist homothallisch (monözisch), während

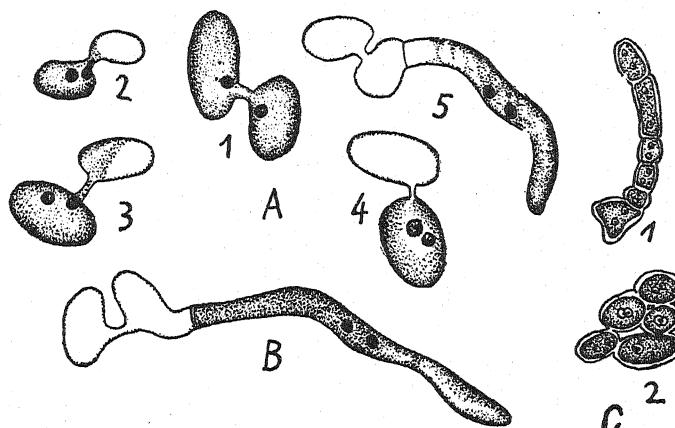


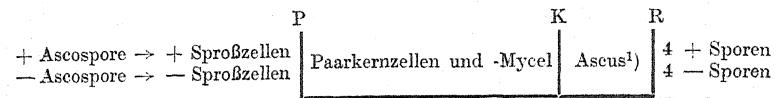
Fig. 97. A *Taphrina epiphylla* Sadeb. 1—4 Kopulation zweier Sproßzellen, 5 Auskeimen der Kopulationszelle zum Paarkerumycel. B *Taphrina Klebahnii* Wieben. Bildung des Paarkerumycels aus der Kopulationszelle. C *Taphrina deformans* (Berk.) Tul., 1 ascogene Hyphen und 2 Chlamydosporen (= Hypoasci). (A, B nach Wieben, C nach Dangeard.)

*T. epiphylla* und einige andere diözisch sind. Bei diesen entstehen aus den Sporen, die geschlechtlich bereits in +- und ---Sporen differenziert sind (männlich und weiblich), zwei verschiedene Geschlechter, und zwar je Ascus vier +- und vier ---Geschlechter, die unter sich kombiniert folgendes Bild ergeben:

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	—	—	—	—	+	+	+	+
2	—	—	—	—	+	+	+	+
3	—	—	—	—	+	+	+	+
4	—	—	—	—	+	+	+	+
5	+	+	+	+	—	—	—	—
6	+	+	+	+	—	—	—	—
7	+	+	+	+	—	—	—	—
8	+	+	+	+	—	—	—	—

Dabei bedeutet + Kopulation, — Ausbleiben der Kopulation. Für diese Formen ist daher Getrenntgeschlechtigkeit erwiesen.

Nach der Kopulation und dem Auswachsen des Kopulationsschlauches zeigt sich die Eigentümlichkeit, daß der Kopulationsschlauch an der Spitze das ganze Plasma enthält und der hintere leere Teil sich durch Wände von dem fortwachsenden Hyphenteil abgliedert (Fig. 97). Der Entwicklungsgang stellt sich folgendermaßen dar (bei Diözie):



Es wechseln also zwei Kernphasen miteinander ab. Die Dikaryophase ist länger als bei den andern *Ascomycetes* (ähnlich wie bei *Tuber*). Das dikaryotische Mycel stellt die parasitäre Phase des Pilzes dar, die Haplophase die saprophytische, wobei allerdings noch nicht der gültige Nachweis erbracht ist, daß das Haplomycel nicht infektionsfähig ist. Man kann aber eine Andeutung eines physiologischen Phasenwechsels erkennen, nämlich zwischen einer saprophytischen Haplo- und einer parasitischen Dikaryophase, während die Diplophase nur wenig Umfang aufweist. Aus diesem Grunde kann kaum von einem antithetischen Generationswechsel gesprochen werden, da man hierunter den Wechsel zwischen einer selbständigen Haplo- und einer selbständigen Diplophase versteht. Andernfalls müßte man auch den *Basidiomycetes* einen antithetischen Generationswechsel zubilligen, zumal manche *Basidiomycetes* an ihrem Haplomycel Konidien abschnüren, die sich wieder zu einem Haplonten entwickeln. Die neuen Haplonten können zu je zweien kopulieren und ein dikaryotisches Mycel entwickeln (das aber nicht mit einem diploiden Mycel identifiziert werden kann!). Weder bei den *Basidiomycetes*, noch bei *Taphrina* ist daher ein antithetischer Generationswechsel vorhanden.

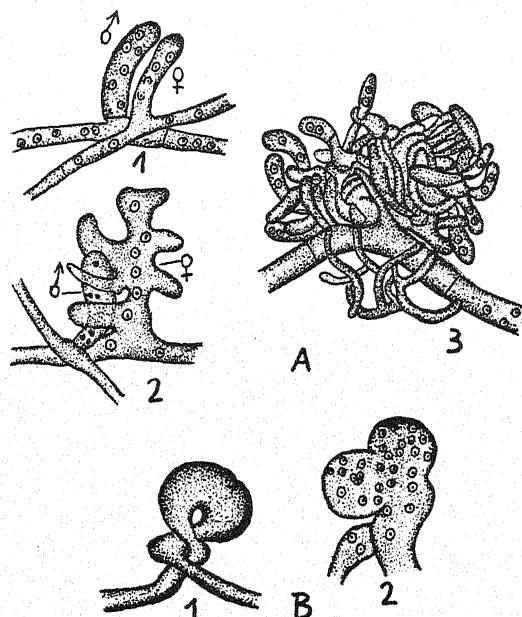


Fig. 98. *A Amauroascus verrucosus* Eid. 1 Männliche und weibliche Kopulationshyphäe wachsen aneinander empor; 2 das Ascogon hat durch Fortsätze das Antheridium umschlungen; 3 junger Fruchtkörper mit zweikernigen ascogenen Hyphen. *B Gymnoascus Reesii* Baran. 1 Kopulierende Äste in der Aufsicht, 2 im optischen Schnitt (links das Antheridium). (A nach Dangeard, B nach Eidam.)

Das Ascogon ist etwas kleiner als das Antheridium (Fig. 98 A). Beide legen sich aneinander, aber das Ascogon entwickelt sich ohne Kernübertritt aus dem Antheridium parthenogenetisch weiter. Es verzweigt sich und die Äste zergliedern sich nach einiger Zeit in zweikernige Zellen, die zu Ascis werden. Ob das Antheridium tatsächlich nicht funktionsfähig ist, muß noch ermittelt werden.

Bei *Gymnoascus candidus* und *G. Reesii* Baran. (Dale 1903) umwindet ähnlich wie bei *Amauroascus* das Ascogon das Antheridium, oder es umschlingen sich beide spiralförmig (Fig. 98 B). Aus dem Antheridium treten die Kerne in das Ascogon über. Letzteres

<sup>1)</sup> Ascus = Chlamydospore + Epiascus.

## 2. Die Plectascales.

*Amauroascus verrucosus* Eid. hat nach Dangeard (1907) folgenden Entwicklungsgang: Es werden an Hyphenenden mehrkernige Gametangien abgegliedert, die zu Antheridium und Ascogon werden.

Bei *Gymnoascus candidus* und *G. Reesii* Baran. (Dale 1903) umwindet ähnlich wie bei *Amauroascus* das Ascogon das Antheridium, oder es umschlingen sich beide spiralförmig (Fig. 98 B). Aus dem Antheridium treten die Kerne in das Ascogon über. Letzteres

wird nunmehr mehrzellig, und aus den einzelnen Zellen sprossen die ascogenen Hyphen hervor, an deren Ende die Ascii entstehen. Die beiden Geschlechtsorgane entspringen an ein und derselben Hyphe, die Pilze sind daher monözisch. *Arachniotus aureus* Schröt. (de Lamater 1937) besitzt einkernige Antheridien und Ascogone. Das Ascogon umschlingt das Antheridium und es erfolgt Kernübertritt. Im Ascogon erfolgen dann Kernteilungen und es werden ascogene Hyphen ausgebildet. An deren Ende entsteht unter Hakenbildung ein Ascus, manchmal auch ein Ascusbüschel unter steter Hakenbildung. Bei *Eidamella spinosa* Matr. et Dass., die ebenfalls einkernige Ascogonzellen und Antheridien hat, kann eine Befruchtung stattfinden oder ausbleiben. Im letzteren Falle treten zwei Nachbarzellen des vielzelligen Ascogons in Verbindung und es erfolgt Paarkernbildung. Der Sexualakt, die Zytogamie, ist bei dieser Art also schon labil geworden und kann durch pseudogame Vorgänge ersetzt werden. *Ctenomyces serratus* Eid. hat mehrkernige Antheridien und Ascogone (Eidam 1883, Dangeard 1907). Das Ascogon rollt sich spiralig um das keulenförmige Antheridium auf. Ob Kernübertritt

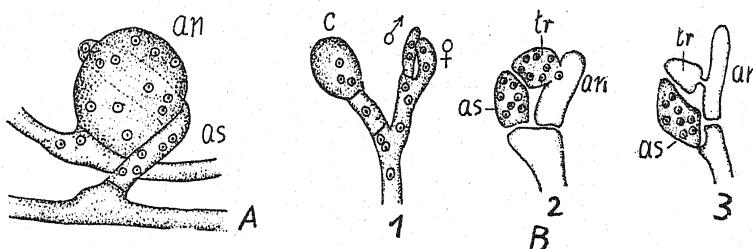


Fig. 90. A *Aphanoascus cinnabarinus* Zuk. Das Ascogon (as) hat das kugelige Antheridium (an) umschlungen. B *Monascus purpureus* Went. 1 Ein Hyphenzweig mit Konidie (c) und männlichem und weiblichem Kopulationsast; 2 das Antheridium (an) hat in die Trichogyne (tr) des Ascogons (as) seine Kerne entleert; 3 die männlichen Kerne in die Ascogonzelle übergewandert, Antheridium (an) und Trichogyne (tr) leer. (A nach Dangeard, B nach Schikorra.)

in das Ascogon erfolgt, ist unsicher. Ähnlich scheint sich *Aphanoascus cinnabarinus* Zuk. zu verhalten, und die Antheridienkerne sollen zugrunde gehen (Dangeard 1907). Allerdings bedürfen diese Fälle noch weiterer Untersuchung. Die ascogenen Hyphen rollen sich auf und geben Verzweigungen ab, die sich wieder aufrollen. Schließlich entstehen, wahrscheinlich an seitlichen Ästen der ascogenen Hyphen, die Ascii (Fig. 99 A).

*Monascus purpureus* Went zeigt dagegen typische Befruchtungsvorgänge (Schikorra 1909). Das Antheridium ist endständig und unmittelbar unter ihm entsteht als Seitenast das Ascogon (Fig. 99 B). Beide sind mehrkernig. Das Ascogon erhält die Antheridienkerne, nachdem es sich in eine drei- bis vierkernige Trichogyne und eine einzellige Ascogonmutterzelle geteilt hat und die Trichogynzellerne degeneriert sind. Nach dem Kernübertritt aus dem Antheridium wird die Wand zwischen Trichogyne und Ascogon für einige Zeit aufgelöst, und die männlichen Kerne wandern in das Ascogon ein, wo sie sich mit den weiblichen Kernen paaren. Die aus dem Ascogon auswachsenden ascogenen Hyphen gliedern sich in zweikernige Zellen, die zu achtsporigen Ascii auswachsen und unter Hakenbildung (nach anderen unmittelbar) zu Ascii werden. *Monascus* weicht von den bisher besprochenen *Ascomycetes* insofern ab, als das Ascogon eine neue Bildung aufweist, die Trichogyne. Während diese noch einzellig ist, finden wir bei *Magnusia nitida* Sacc. eine mehrzellige Trichogyne (Satina 1923). Die Ascogone sind einkernig. Je ein Ascogon wird von einem mehrzelligen Antheridium umschlossen und erhält von der einkernigen Endzelle des letzteren einen Kern, der durch die Trichogyne hindurch in dasselbe gelangt. Nunmehr teilt sich das Ascogon in zweikernige Zellen. Die einzelnen Ascogonzellen werden durch weitere Kernteilungen mehrpaarkernig. Aus ihnen sprossen die ascogenen Hyphen hervor, an denen unter Hakenbildung die Ascii entstehen. Aus Einsporenkulturen entstehen Fruchtkörper mit Ascii, so daß — falls nicht Parthenogenese vorkommt — Monözie vorliegen dürfte. Zu beachten ist bei dieser Art

die schraubige Aufrollung des Ascogons. Je nach der Entfernung des Antheridiums ist die Trichogyne verschieden lang, hat also eine verschieden große Anzahl von Zellen.

In der Gattung *Penicillium* begegnet uns neben Anisogamie auch Isogamie. Isogam verläuft die Kopulation bei *Penicillium crustaceum* L. (Brefeld 1874). Die beiden gleich großen Kopulationsäste rollen sich spiralig umeinander und verschmelzen wahrscheinlich. Der Inhalt des einen scheint in den anderen zu wandern. Anisogam ist *Penicillium vermiculatum* Dang. (Dangeard 1907). Die Zellen sind einkernig (Fig. 100B). Vor der Peritheciensbildung erscheint als ein seitlicher Auswuchs einer Hyphه eine einkernige plasmareiche Zelle, das Ascogon. Es wächst rasch in die Länge (unter wieder-

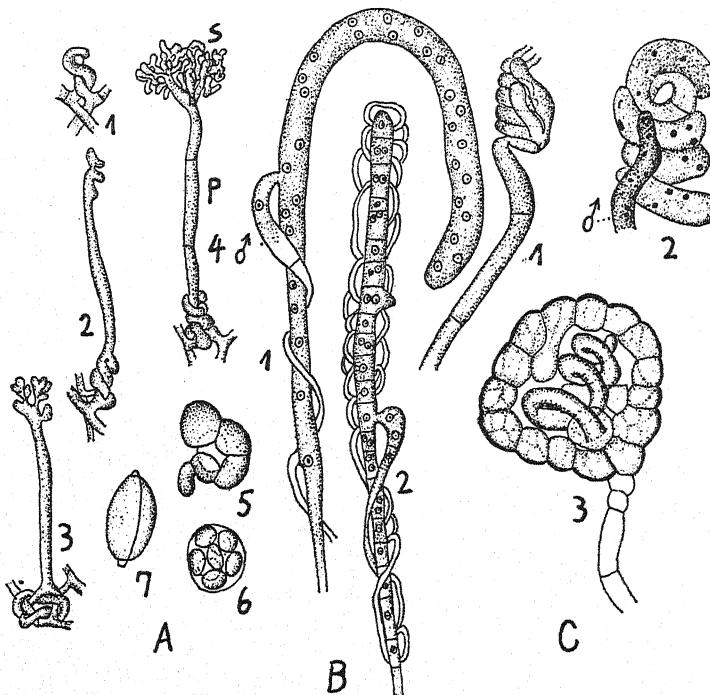


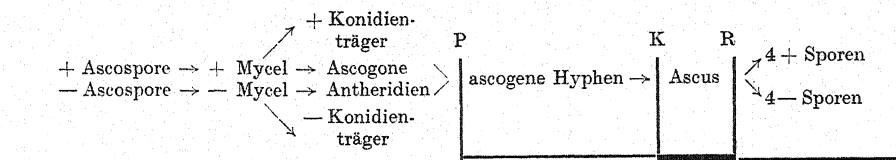
Fig. 100. A *Penicillium stipitatum* Thom. 1 Die beiden Kopulationshyphen haben sich umschlungen; 2—4 Auswachsen der Kopulationszelle zu primären (2) und sekundären (3) ascogenen Hyphen; 5 eine Ascuskette, 6 reifer Ascus, 7 Ascospore mit „Saturnring“. B *Penicillium vermiculatum* Dang. 1 Das einkernige Antheridium hat mit dem einzelligen Ascogon kopuliert, 2 das Ascogon hat sich in zahlreiche zweikernige Zellen parthenogenetisch geteilt, die Antheridienkerne sind nicht übergewandert. C *Aspergillus herbariorum* Wigg. 1 Am schraubig gebürtigen Ascogon ein schlankes Antheridium, 2 ebenso. 3 junges Perithecium mit dem Ascogon. (A nach Emmons, B nach Dangeard, C 1, 3 nach De Bary, C 2 nach Gwynne-Vaughan.)

holter Kernteilung) und ist schließlich etwa 16kernig. Gleichzeitig erscheint eine dünne Hyphe, die entweder der gleichen Hyphe wie das Ascogon oder einer anderen entstammt, und rollt sich um das Ascogon spiralig herum. An seiner Spitze wird eine einkernige Zelle abgeschnürt, die keulig anschwillt. Im Ascogon haben indessen weitere Kernteilungen stattgefunden (64 Kerne). Nunmehr tritt Kopulation mit dem Antheridium ein; aber es soll kein Kern übertreten, der männliche Kern soll vielmehr im Antheridium zugrunde gehen. Das Ascogon treibt seitlich ascogene Hyphen aus, nachdem es sich in zweikernige Zellen zergliedert hat. Zu beachten ist das späte (oder verspätete) Auftreten des Antheridiums, wie es auch bei anderen höheren *Ascomycetes* der Fall ist. Die beiden genannten Arten dürften monözisch sein. Daneben kommt aber in der Gattung auch Diözie vor, so bei *Pen. luteum* Wehm. (Derx 1925). Es lassen sich zwei

Mycelgruppen unterscheiden, die in sich steril, gegenseitig aber fertil sind, wie aus der Peritheciensbildungsfähigkeit der einzelnen Mycelkombinationen hervorgeht:

	A	D	E	F	G	K	B	C	H	I	L	M		
A	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	2	1
D	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	3	2	3	2
E	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	4	3	4	3
F	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	4	3	4	3
G	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	2	1
K	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	2	1
B	1	2	3	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
C	1	2	3	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
H	2	3	4	4	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—
I	1	2	3	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
L	2	3	4	4	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—
M	1	2	3	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—

— bedeutet, daß keine Peritheciumbildung bei der betreffenden Kombination eintrat. Die einzelnen Zahlen bedeuten von 1—4 steigend verschiedene Grade der Fruchtkörperbildungsfreudigkeit. Besonders reaktionsfreudig sind die Stämme H und L auf der einen und E und F auf der anderen Seite. Mit diesen Befunden stimmt die Art mit manchen *Mucoraceae* überein. Auf Grund des Ausfalles der Reaktionen ist für *P. luteum* Diözie auf genotypischer Grundlage erwiesen. Es ergaben sich in Derxs Kulturen auch peritheciensartige Gebilde (Sklerotien) in Einsporkulturen, doch waren sie stets steril, so daß Getrenntgeschlechtigkeit feststeht. Die Entwicklung des Pilzes gestaltet sich daher folgendermaßen:



Bemerkenswert ist *Penicillium stipitatum* Thom. Die beiden Kopulationsäste sind morphologisch gleichgestaltet und sie winden sich spiraling umeinander. Der Scheitel der beiden Kopulanten wächst zu einer kurzen ascogenen Hyphe aus, ohne von einem Fruchtkörper eingeschlossen zu werden (primäre ascogene Hyphe). Wenn diese eine Länge von 100—150  $\mu$  erreicht hat, so verzweigt sie sich lebhaft zu einem Büschel sekundärer ascogener Hyphen, an denen die Asci kettenförmig entstehen (Fig. 100 A). Nun erst entstehen die Fruchtkörper, so daß die Gametangien (Ascogon und Antheridium) außerhalb des Fruchtkörpers zu liegen kommen (Emmons 1935). Die Art zeigt somit das Bestreben, die Dikaryophase zu verlängern (die zytologischen Vorgänge sind noch unbekannt.) Dieser Verlängerung der ascogenen Hyphen werden wir in viel ausgeprägter Weise bei *Chaetomium* und *Tuber* wieder begegnen.

*Microeurotium albidum* (Ghatak 1936) besteht aus einkernigen Zellen. Das Ascogon hat ebenfalls einkernige Zellen und ist zu einer Spirale aufgewunden (Fig. 101). Es besteht aus mehreren Stielzellen, einer Ascogon-Zelle und einer Trichogynzelle. Auf einem bestimmten Stadium ist die Ascogon-Zelle zweikernig, und die Trichogyn geht zugrunde. Die Zweikernigkeit soll durch eine Kernteilung in der Ascogon-Zelle zustande kommen. Die beiden Kerne verschmelzen und aus dem Zygotenkern gehen 32 Kerne hervor. Die meisten von ihnen werden zu Sporenzentren, die anderen gehen zugrunde. Das Ascogon bildet sich also unmittelbar zu einem Ascus um und steht so isoliert in der Familie der *Aspergillaceae*. Dementsprechend fehlen auch die ascogenen Hyphen. Aus dem Rahmen fällt auch die hohe Anzahl der Sporen im Ascus. Ein Antheridium fehlt

vollkommen, ähnlich wie bei *Aspergillus (Eurotium) flavus* Lk. *Aspergillus (Eurotium) repens* De Bary und *A. herbariorum* Wigg. (Fig. 100 C) besitzen noch ein Antheridium, das mit dem spiraligen, mehrzelligen Ascogon wahrscheinlich noch kopuliert. Auch bei diesen Arten ist eine Trichogyne vorhanden, die einzellig ist. Da bei diesen beiden Arten im Ascus Karyogamie stattfindet, so liegt Parthenozeugnis vor.

*Thielavia terricola* Gilm. et Abb. besitzt schraubige Ascogene (Emmons 1932). Antheridien fehlen, und die Ascii entstehen unter Hakenbildung. Bei *Th. sepedonium* Emm. fehlen Antheridien ebenfalls (Fig. 102). Die Ascii entstehen hier nicht unter Hakenbildung, sondern lateral an den ascogenen Zellen. Diese besitzen einen Kern, der sich teilt. Der eine Tochterkern bleibt in der ascogenen Zelle, der andere wandert in den jungen Ascus hinaus und wird durch eine Wand abgegrenzt. Der Ascus ist demnach einkernig. Ob in den ascogenen Zellen nicht doch eine Kernverschmelzung stattfindet, ist unbekannt.

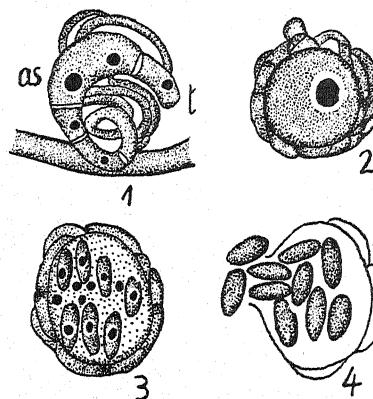


Fig. 101. *Microeurotium albidum* Ghatak. 1 Paarkerniges Ascogon (as) mit Trichogyne (t), 2 Ascus mit Zygotenkern, 3 Ascus mit Sporen und degenerierenden Kernen, 4 sich entleerender reifer Ascus. (Nach Ghatak.)

Zelle bzw. Protoplasten. In den nunmehr zweikernigen Protoplasten verschmelzen die Kernpaare und werden zu Ascii. Innerhalb jedes Ascus differenzieren sich zwei Zonen heraus, eine zentrale und eine periphere. Die zentrale Zone kann mit einer Wand umgeben werden, die aus der Kernwand des Zygotenkernes hervorgehen soll (?). Bei *Ophiostoma moniliiforme* (Hedge.) Syd. fehlt die Wand um die zentrale Zone. Die Ascosporen differenzieren sich aus dem zentralen Protoplasten heraus, als Protuberanzen, ohne Mitwirkung einer Strahlensonne, und umgeben sich mit einer Wand (vgl. auch *Tuber*!). *Ophiostoma* unterscheidet sich von anderen *Euascomycetes* durch das Fehlen ascogener Hyphen (ähnlich *Myriangium*).

Völlig unbekannt sind die Geschlechtsvorgänge bei den *Onygenaceae*. Auch von den *Elaphomycetaceae* ist nur wenig bekannt. In der Mitte der Fruchtkörper ist in jungen Stadien eine mehrkernige Zelle zu finden, die vielleicht ein Ascogon darstellen kann (Clémencet 1932). Bei *Mesophelia Castanea* Lloyd soll ein Ascogon vorhanden sein, das von einem Antheridium befruchtet wird (Dodge 1929). Die Ascii entstehen nach dem „Kettentyp“, ähnlich wie bei *Ctenomyces* und *Thielavia sepedonium*.

### 3. Die Myriangiales.

*Myriangium Duriiae* Mont. et Berk. bildet auf einem stromatischen Gewebe Zweige aus, die zu Konzeptakeln werden. Im Gewebe der Konzeptakeln ist auf einem bestimmten Stadium ein Ascogon zu sehen, das aus 1—3 Zellen und einer einzelligen Trichogyne besteht (Fig. 103). Die Trichogyne und der mehrzellige Stiel des Ascogons bestehen aus einkernigen Zellen; die Ascogonzellen sind meist mehrkernig. In der Nähe des Ascogons ist vielfach noch eine Hyphe zu sehen, die schlanker ist und aus ein- und mehrkernigen

Zellen besteht. Sie wird als Antheridium gedeutet, doch konnten keine Kopulationen mit dem Ascogon beobachtet werden (Miller 1928). Wahrscheinlich ist es funktionslos, was daraus hervorzugehen scheint, daß es stets in allen Zellen die Kerne behält (?). Die Ascogonze(n) teilt sich längs und quer, so daß ein Zellkomplex entsteht, der aus mehrkernigen Zellen zusammengesetzt ist (ascogene Zellen). Durch wiederholte Zellteilung gehen aus den Zellen Längsreihen von paarkernigen Zellen hervor und das ganze Konzeptakel wird vom ascogenen Gewebe erfüllt. Später teilen sich die Zellen dieser Längsreihen längs oder quer in je zwei paarkernige Zellen, von denen die eine zum Ascus heranwächst. Die Ascii stehen daher in Ketten. Das Kerngeschehen im Ascus verläuft nach dem Normalschema. Bei *Myriangium* fehlen, wie bei *Ophiostoma*, die ascogenen Hyphen, die durch ascogene Zellen ersetzt sind, die in Reihen stehen und wahrscheinlich den sekundären ascogenen Hyphen entsprechen, während die Mutterzellen, aus denen die Zellketten hervorgehen, wahrscheinlich den primären ascogenen Hyphen homolog sind. Bei der Art sollen im fertilen Teil des Konzeptakels keine haploiden Hyphen vorhanden sein, so daß das fertile Gewebe ausschließlich aus dikaryotischen Hyphen aufgebaut sein soll. Ob dem so ist, müssen weitere Untersuchungen erweisen. Würde dies zutreffen, so wäre das für die Systematik von Wichtigkeit. Daß aber auch haploide Hyphen offensichtlich im fertilen Teil des Konzeptakels vorkommen können, zeigt sich bei einer anderen Art, nämlich bei *Myriangium Curtissii* Mont. et Berk., wie Miller (1938) nachwies, desgleichen bei *M. Bambusae* Rick., wie Tai (1931) zeigen konnte, wo noch zahlreiche haploide Hyphen zwischen den fertilen dikaryotischen vorhanden sind.

#### 4. Die Pseudosphaeriales.

In der Familie der *Mycosphaerellaceae* ist *Mycosphaerella tulipiferae* (Schw.) Higg. gut untersucht (Higgins 1936). In einem Hyphenknäuel befindet sich ein Ascogon, das am Grunde kugelig angeschwollen ist und aus einer einkernigen Zelle besteht (Fig. 104). Der obere Teil ist in eine lange Trichogyne ausgezogen, die aus dem Knäuel herausragt. In Pyknidien entstehen kleine Endokonidien, die mit der Trichogynspitze in Verbindung treten. Der Kern einer Konidie tritt in die Trichogyne über und wandert ins Ascogon. Hierauf wird die Trichogyne durch eine Wand abgegrenzt und verschwindet. Im Ascogon finden Kernteilungen statt (16 Kerne) und die Kerne wandern als Paare in die ascogenen Hyphen ein. Die Ascii entstehen unter Hakenbildung. Die äußere Ascuswand reißt auf, der Ascus streckt sich und ragt aus der Fruchtkörpermundung hervor. Schließlich reißt auch die innere Ascuswand auf und die Sporen gelangen ins Freie. Während bei der genannten Art nur ein einziges Ascogon in eine Fruchtkörperbildung einbezogen wird, können bei anderen Arten der Gattung, so bei *M. Berkeleyi* und *M. arachidicola* (Jenkins 1938, 1939), mehrere Ascogone in eine Fruchtkörperanlage einbezogen werden. Die Ascogone haben hier je eine einkernige Ascogonze und eine mehrzellige Trichogyne. Befruchtung durch Konidien wurde nicht beobachtet, ist aber wahrscheinlich. Bei

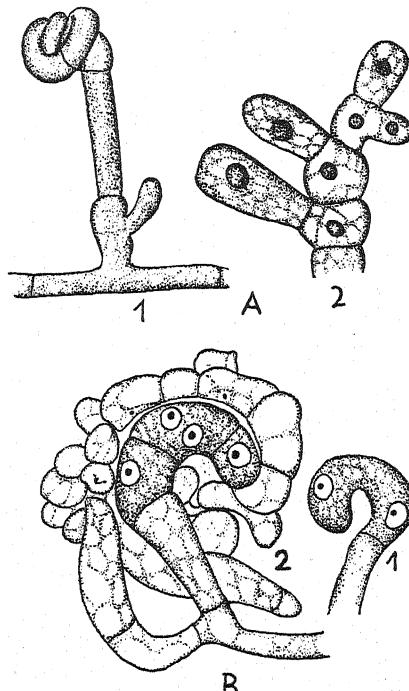


Fig. 102. *A* *Thielavia sepedonium* Emm. 1 Ascogonothrix, 2 ascogenous Hyphe mit jungen Ascis. *B* *Ophiostoma fimbriatum* (Ell. et Hals.) Nannf. 1 junges, 2 älteres Ascogon, mit einer paarkernigen Zelle. (Nach Gwynne-Vaughan.)

anderen Arten ist es ebenfalls ungewiß, ob die Microkonidien der Befruchtung dienen; bei *M. cerasella* Aderh. sind sie funktionslos (Jenkins 1930).

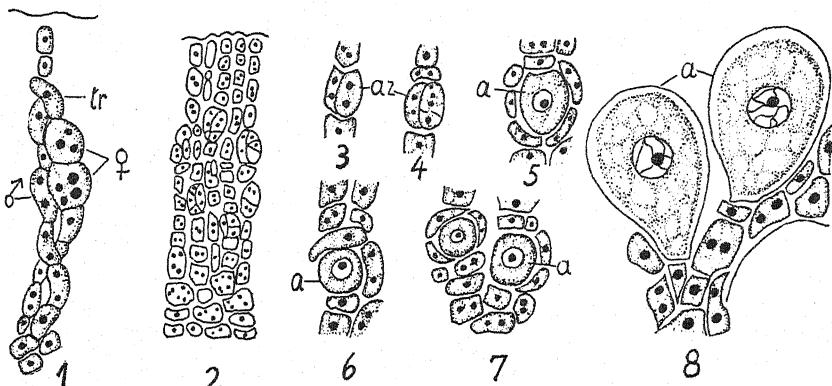


Fig. 103. *Myriangium Duriaeum* Mont. et Berk. 1 Eine Hyphe mit Ascogon und Trichogyne (*tr*), eine andere mit einem Antheridium; 2 ascogene Hyphen; 3—4 ascogene Zellen (*az*); 5—7 junge Ascosporen (*a*); 8 zwei Ascosporen mit diploiden Zygotenkernen. (Nach Miller.)

Gut bekannt ist der Befruchtungsvorgang bei der früher zu den *Hypocreales*, jetzt zu den *Pseudosphaeriaceae* gerechneten *Endostigme inaequalis* (Cooke) Syd. (syn. *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.). Die weibliche Hyphe ist schließlich in dem Konzeptakel (früher als Peritheciumpangesprochen) als einförmiges Hyphenknäuel zu finden und ist meist siebenzellig (Fig. 105). Die Archikarpzellen sind mehrkernig, die Endzelle des Knäuels ist zu einer Trichogyne ausgebildet, die aus dem Konzeptakel hervorragt. Das Antheridium entspringt einer mehrkernigen Endzelle einer dünnen Hyphe und teilt sich am Ende lappenförmig auf. Mit den Lappen umklammert es die Trichogyne. Die kleinen Antheridienkerne wandern in die Trichogyne über (Killian 1917, Frey 1924) und in die Ascogonzen hinunter, wobei noch unsicher ist, ob die Querwände im Ascogon aufgelöst werden, wie Killian annimmt, oder erst nach dem Kerneintritt in die Ascogonzen gebildet werden, wie Frey annimmt. Der Pilz ist nach Palmeter und Keit (1938) heterothallisch. Die Ascosporen entstehen unter Hakenbildung.

Unsicher ist die Befruchtungsart der *Dolichideaceae*. Hier scheint z. T. somatogame Kopulation zwischen vegetativen Hyphen vorzukommen, so bei *Lasiobotrys Lonicerae* Kze. (Killian 1938). Bei *Cymadothea Trijolii* Wolf scheint Konidienbefruchtung vorzuliegen (Wolf 1935).

Fig. 104. *Mycosphaerella tulipiferae* (Schw.) Higg. 1 Pycnidium mit sporenerzeugenden Hyphen; *a* eine Hyphe mit austretenden Pycnosporen; 2 Ascogon (*as*) mit Trichogyne (*tr*), letztere mit männlichem (*a*) und Trichogynenkern (*b*); 3 Trichogynenspitze mit Pyrenospore kopuliert (*a*) und degenerierendem Trichogynenkern (*b*). (Nach Higgins.)

Kze. (Killian 1938). Bei *Cymadothea Trijolii* Wolf scheint Konidienbefruchtung vorzuliegen (Wolf 1935).

##### 5. Die „Perisporiales“.

Zahlreiche Untersuchungen liegen in der Familie der *Erysiphaceae* vor. So zahlreich freilich die Untersuchungen sind, so zahlreich sind auch die Widersprüche der einzelnen Autoren. Dies kann seinen Grund in verschiedenen Umständen haben. Zweifellos erklären sie sich z. T. dadurch, daß die meisten Arten Sammelarten darstellen, die in eine Reihe von Kleinarten zerfallen und diese wiederum in eine große Anzahl biologischer

Rassen, wie beispielsweise bei *Phyllactinia corylea*. Für diese Art gibt Harper (1905) folgenden Entwicklungsgang an: Eine zunächst zweikernige männliche Hyphe umschlingt die einzellige Ascogonozelle. Dann wird an der männlichen Hyphe eine Endzelle mit einem Kern abgegliedert, die Antheridiumzelle. Zwischen dieser und der Ascogonozelle kommt es zum Kernübertritt und die beiden Kerne verschmelzen im Ascogon. Aus dem befruchteten Ascogon wächst eine primäre ascogene Hyphe hervor. Die vorletzte Zelle derselben ist zweikernig und wächst zu sekundären ascogenen Hyphen aus. Diese verzweigen sich und an ihren Endzellen entstehen unter Karyogamie die Ascii. Nach anderen Autoren findet jedoch bei der Art keine Antheridienkopulation statt, sondern das Antheridium geht frühzeitig zugrunde (Eftimiu und Kharbush 1928, Raymond 1934, Colson 1938). Gäumann (1940) sucht diese Widersprüche so zu erklären, daß Harper ein Gemisch von *formae speciales* vorgelegen habe, so *Phyllactinia suffulta* f. sp. *Betulae*, *Celastrini*, *Coryli*, *Fraxini*, während Colson nur mit f. sp. *Coryli*, Raymond nur mit f. sp. *Fraxini* und Eftimiu und Kharbush nur mit f. sp. *Coryli* gearbeitet haben. Darnach müßten also die einzelnen biologischen Rassen sich hinsichtlich der Antheridiumbefruchtung bzw. der aplantrischen Entwicklung wesentlich unterscheiden. Das Geschlechtsverhalten der einzelnen Rassen wäre demnach sehr labil geworden. Ob dies zutrifft, müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

Antheridien-Befruchtung scheint aber bei anderen Arten sicher zu sein, so bei *Erysiphe Polygoni* DC. (= *Erys. nitida*

Rabh. auf *Delphinium*) nach Allen (1936), *Sphaerotheca Castagnei* Lév. nach Hein (1927), *Sph. Humuli* (DC.) Burrill (Fig. 106) u. a. Von den vielen untersuchten Arten und Formen sei nur noch die Entwicklung von *Phyllactinia suffulta* (Reb.) Sacc. f. sp. *Coryli* Hammarlund nach Colson (1938) angeführt. Das Ascogon ist anfangs einkernig (Fig. 107). Der Kern teilt sich dann zweimal. Die vierkernige Ascogonozelle wird durch zwei Querwände in zwei einkernige und eine zweikernige Zelle zerlegt. Die mittlere zweikernige Zelle macht mehrere Kernteilungen durch. Aus ihr wachsen nunmehr die ascogenen Hyphen hervor (primäre); diese verzweigen sich zu den sekundären ascogenen Hyphen. In diese wandern die Kerne hinaus und teilen sich weiter. Die sekundären ascogenen Hyphen werden durch Querwände so aufgeteilt, daß eine einkernige Basal- und eine einkernige Apikalzelle, sowie einige paarkernige interkalare Zellen entstehen. Die oberste paarkernige Zelle wird zum Ascus und wächst seitlich aus der Zellreihe hervor. Nach diesen Untersuchungen findet also Autogamie statt.

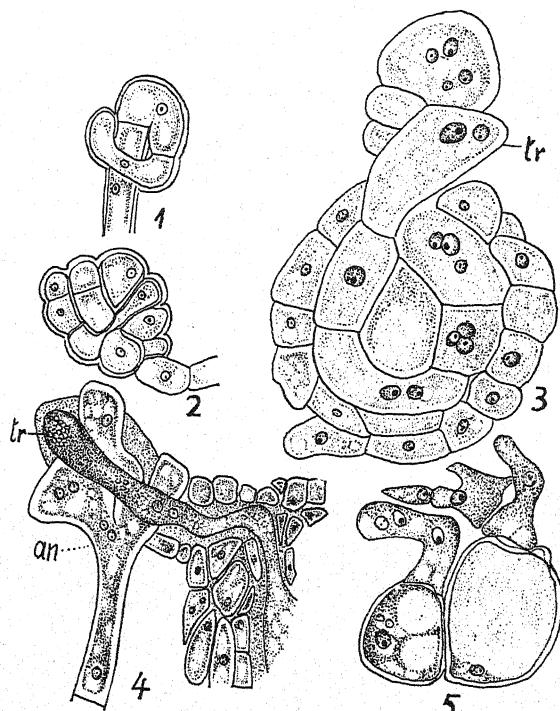


Fig. 105. *Endostigme inaequalis* (Cke.) Syd. (syn. *Venturia inaeq.* [Cke.] Wint.). 1—2 Anlage des Peritheciums unter spiraler Aufrollung der fertilen Hyphe; 3 junges spiraliges Ascogon mit Trichogyne (*tr*); 4 Kopulation der Trichogyne (*tr*), die aus dem Perithecium hervorragt, mit einem verzweigten Antheridium (*an*); 5 zwei Ascogonozellen mit auswachsenden ascogenen Hyphen. (Nach Killian.)

*Erysiphe Martii* Lév. weist typische Befruchtung eines einkernigen Ascogons durch ein einkerniges Antheridium auf (Greis, inediert). Nach dem Kernübertritt teilt sich im Ascogon der männliche und der weibliche Kern — eine Kernverschmelzung findet im Ascogon nicht statt —; je ein männlicher und ein weiblicher Kern werden von einer mittelständigen Zelle im Ascogon von den beiden anderen Kernen abgegrenzt, in der gleichen Weise wie bei *Phyllactinia corylea* (vgl. Fig. 107). Die übrige Entwicklung vollzieht sich genau in der gleichen Weise wie bei *Phyll. corylea*. (Leider konnten Figuren nicht mehr gebracht werden, da das Manuskript schon in Druck gegeben war.)

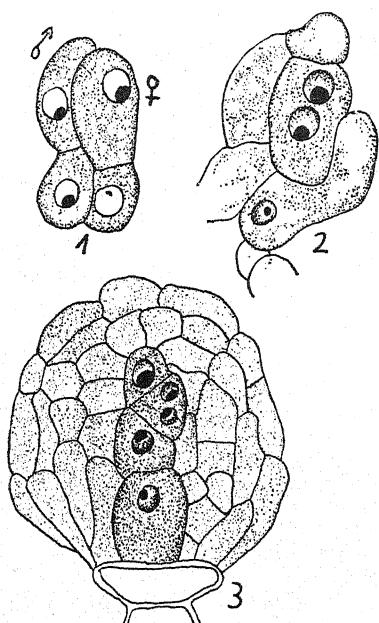


Fig. 106. *Sphaerotheca Humuli* (DC.) Burr.  
1 Aneinanderliegendes Antheridium und  
Ascogon; 2 der Antheridiumkern ist in das  
Ascogon übergetreten; 3 das Ascogon hat  
sich in drei einkernige und eine zweikernige  
Zelle geteilt. (Nach Blackman and Fraser).

körperorganisation) zu entfernen und bei den *Protascaceae* einzureihen wäre, in der Nähe der *Dipodascaceae*. Seine Einreihung bei den *Perisporiaceae* stößt in Hinblick auf die Befruchtung und die Ascusbildung auf unüberwindbare Schwierigkeiten.

Bei *Perisporium tuniculatum* (Beatus 1938) kopulieren die Enden zweier Hyphen (Fig. 109 A). Die Endzellen sind einkernig. Das Ascogon ist etwas kräftiger ausgebildet als das Antheridium. Der männliche Kern tritt in das Ascogon über und die beiden Kerne paaren sich. Die Perithecienvand entsteht aus der Ascogonstielzelle. Das Ascogon bleibt entweder weiterhin einzellig und es entspringen aus ihm die ascogenen Zellen, die sofort zu Ascii werden, oder es wird mehrzellig, wobei jede Zelle ein Kernpaar enthält. Jede der Ascogonzellen wird nunmehr mehrpaarkernig und aus einer (?) gehen die Ascii hervor, oder es schalten sich zwischen die Ascogonzellen und die Ascii kurze ascogene Hyphen ein. Die Art der Sporenbildung ist noch unsicher; möglicherweise entstehen sie durch Zerkleinerung des Ascusplasmas.

## 6. Die Hypocreales.

*Claviceps purpurea* Tul. zeigt nach Killian (1919) folgende Entwicklung der Geschlechtsorgane: In den peripheren Zonen der köpfchenförmigen Peritheciestromata

Aus der Familie der *Perisporiaceae* seien zwei Arten angeführt, *Lanomyces tibodenensis* Gäm. und *Perisporium funiculatum* Preuss. Die Endzellen der beiden Kopulationshyphen der ersten Art sind einkernig und die beiden Hyphen sind gleich groß (Fig. 108). Allmählich wird aber der weibliche Kopulationsast keulenförmig, während der männliche schlank bleibt. Der Kern der Antheridienzelle tritt in das Ascogon über und verschmilzt mit dem Ascogonkern. Der aus dem Ascogon auswachsende Zellfaden ist in allen Zellen einkernig. Die terminale Zelle unterscheidet sich von den anderen durch ihren Plasmareichtum. Sie bildet sich zu einem vielkernigen Ascus um. Der Ascus erhält von den Stielzellen eine Hyphenhülle; die Fruchtkörper haben also nur einen Ascus. Bemerkenswert ist, daß die Fruchtkörperhülle aus der „ascusbildenden Hyphe“ hervorgeht, also der Diplophase angehört. Wenn die Entwicklung tatsächlich so verläuft (Gäumann 1922), so würde der Pilz wesentlich von anderen *Ascomycetes* abweichen, insofern die Kernverschmelzung in der weiblichen Hyphe und nicht im Ascus stattfindet und die Fruchtkörperzellen nicht der Dikaryophase, sondern der Diplophase angehören. Auch die Vielborigkeit des einzigen Ascus weist auf sehr primitive Verhältnisse hin, wie wir sie bei den *Protascaceae* gesehen haben. Es wäre daher daran zu denken, ob — wenn die Entwicklung so verläuft — der Pilz nicht aus den *Perisporiaceae* (trotz der Fruchtkörperorganisation) zu entfernen und bei den *Protascaceae* einzureihen wäre, in der Nähe der *Dipodascaceae*.

erscheinen langgezogene mehrkernige Hyphen, die meist unverzweigt sind (Fig. 109 B). In den terminalen, anschwellenden Zellen teilen sich die Kerne und zeigen dann paarige An-

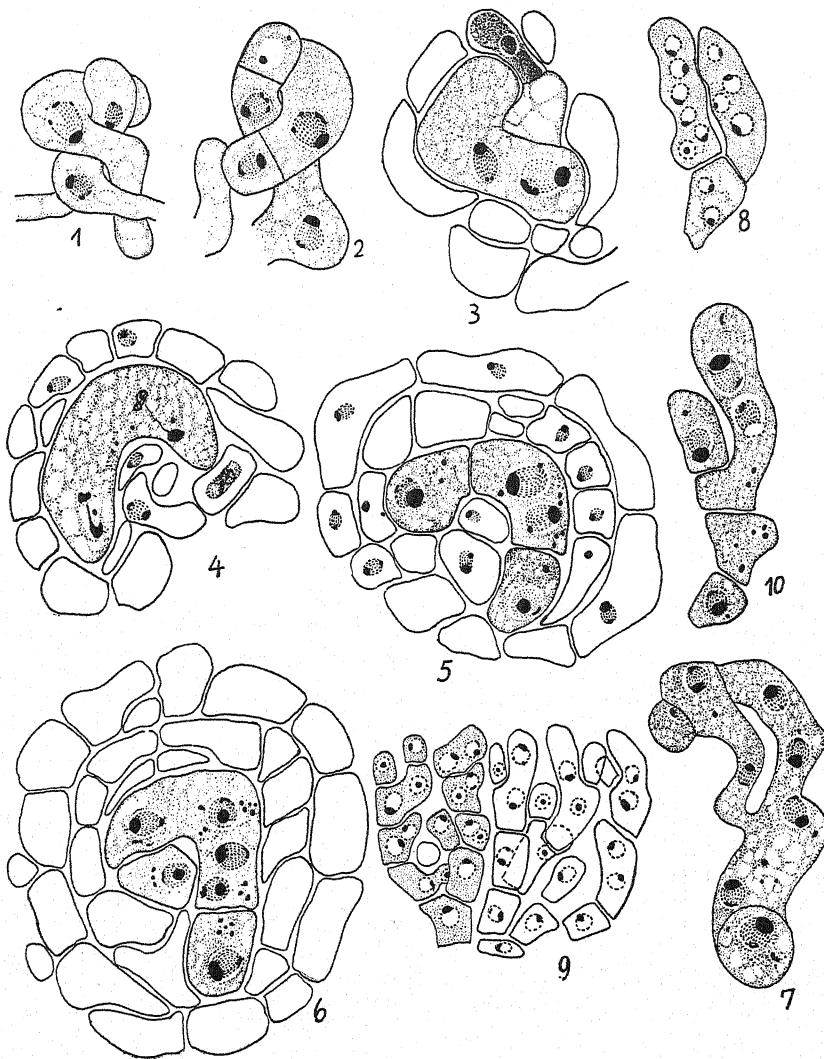


Fig. 107. *Phyllactinia suffulta* (Reb.) Sacc. f. sp. *Coryli* Hammarlund. 1 Der männliche und weibliche Kopulationsast haben sich umschlungen; 2 beide Äste haben Gametangien abgegliedert, das Antheridium beginnt zu degenerieren; 3 der Kern im Ascogon hat sich geteilt. Antheridium degeneriert; 4 zweite Teilung im Ascogon; 5 das Ascogon hat sich in zwei ein- und eine zweikernige, mittlere Zelle geteilt; 6 die mittlere Zelle des Ascogons ist vierkernig geworden; 7 Teil des Ascogons mit aussprossenden ascogenen Hyphen; 8—9 ascogene Hyphen; 10 zwei junge Asci. (Nach Colson.)

ordnung (?). Aus den Endzellen wachsen nunmehr einige Seitenzweige aus, die sich aneinanderlegen und die Kerne aus den Mutterzellen aufnehmen. Unter Kernteilung wachsen sie heran. Der eine der Seitenzweige wird zum Ascogon, der andere (oder die anderen) wird zum Antheridium, das etwas schlanker erscheint. Das Ascogon treibt gegen das

Antheridium (oder wenn mehrere vorhanden sind, gegen das nächstliegende) eine kleine Papille und tritt mit ihm in Kopulation. Die Kerne des Antheridiums wandern in das Ascogon über. Die weiteren Vorgänge sind noch unsicher. Der Scheitel des Ascogons geht zugrunde und die Kerne wandern in den Basalteil des Ascogons. Der Apikalteil ist daher wahrscheinlich als eine Trichogyne aufzufassen. Schließlich ist vom Ascogon nur noch eine Zellkette von einpaarkernigen Zellen zu sehen. Aus den Zellen wachsen die ascogenen Hyphen hervor, an denen unter Hakenbildung die Asci entstehen. Die eigenartige paarige Kernanordnung im Ascogon vor der Befruchtung läßt Zweifel darüber auftreten, ob die Antheridienkerne, die ins Ascogon überwandern, tatsächlich noch als männliche Kerne funktionieren. Erneute Untersuchungen müssen die Entscheidung bringen.

Wenig bekannt ist über die Befruchtungsvorgänge in der Gattung *Cordyceps*. Nach Varitchak (1931) wird bei *Cord. militaris* Lk. eine angeschwollene Zelle mit einem Kern durch Kernteilungen mehrkernig. Sie wächst in die Länge und windet sich auf. Aus ihr wachsen die ascogenen Hyphen hervor, die Paarkerne aufweisen. Wahrscheinlich entstehen die Paarkerne durch die Teilung des einen Kerns, den die weibliche Zelle ursprünglich enthält. *Cord. agariciformia* (Bolt.) Seaver hat nach Jenkins (1934) ein mehrzelliges Ascogon mit meist einkernigen Zellen, die nachträglich mehrkernig werden. Einer großen mehrkernigen Zelle entspringen die ascogenen Hyphen, die in 2—4 kernige Zellen aufgeteilt sind (bei *C. militaris* sind sie unseptiert). Aus den ascogenen Hyphen gehen sekundäre, septierte, ascogene Hyphen hervor, an denen unter Hakenbildung die Asci entstehen. Die Ascosporen entstehen nicht nach dem Strahlensonnentyp, sondern als Plasmaballen (bei beiden Arten). Sie strecken sich stark in die Länge und zergliedern sich unter Kernteilungen in zahlreiche Zellen, die bald auseinanderfallen.

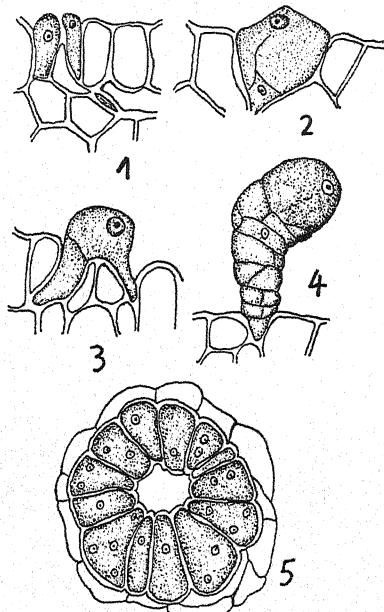
*Thyronectria* (syn. *Pleonectria*) *denigrata* Seaver hat nach Liemann (1938) schraubige Ascogene mit mehrkernigen Zellen. Antheridien entstehen die ascogenen Hyphen. Die Art ist

Fig. 108. *Laomyces tibodensis* Gäm. 1 Zwei Kopulationshyphen; 2 die beiden Kopulationskerne verschmolzen; 3 ebenso; 4 Weiterentwicklung der weiblichen Zelle; 5 junges Perithecium mit Ascosporen in verschiedener Entwicklung. (Nach Gämämann.)

fehlen. Auf noch unbekannte Weise offensichtlich apandrisch.

## 7. Die Sphaeriales.

Von der Familie der *Chaetomiaceae* seien zwei Vertreter der Gattung *Chaetomium* angeführt, *Chaetomium Kunzeanum* Zopf und *Ch. bostrychoides* Zopf (Greis 1941). Schon seit langem war bekannt, daß in der Gattung spirale Ascogene und Antheridien vorkommen (Öltmanns 1887); die näheren Vorgänge waren aber unbekannt. Nunmehr konnte gezeigt werden, daß die Antheridien als männliche Organe fungieren, daß Kernübergang aus ihnen in die Ascogene stattfindet. Das befruchtete Ascogon umgibt sich mit einer Hülle und aus den Ascogonzellen, die nach der Befruchtung Paarkerne aufweisen, sprossen die ascogenen Hyphen hervor. An diesen entstehen die Asci ohne Haken. In manchen Fällen kommt es aber zu einer anderen Entwicklung der Ascogene. Es kann nämlich die Endzelle oder eine andere Zelle des Ascogons nach der Befruchtung zu einer langen ascogenen Hyphe auswachsen, die auf weite Strecken (mehrere cm) fortwächst und sich hin und wieder von neuem aufknäult, wie dies schon die Ascogene



getan haben (Fig. 110). Um jedes Knäuel bilden sich Fruchtkörper, indem sich Mycelhyphen um das Knäuel zu einer Hülle zusammenlegen. Die ascogenen Hyphen setzen sich aus Zellen mit einem, öfters auch mit mehreren Kernpaaren zusammen. Aus den aufgeknäulten ascogenen Hyphen, die als sekundäre anzusprechen sind, entspringen andere, die ohne Hakenbildung Ascii bilden. Das befruchtete Ascogon, das zu den langen primären ascogenen Hyphen auswächst, kann ebenfalls einem Fruchtkörper den Ursprung geben, oder sich nicht weiterentwickeln. Das von den anderen *Ascomycetes* (außer *Pericillium stipitatum*) abweichende Verhalten von *Chaet. Kunzeanum* besteht also in der stark verlängerten Dikaryophase, die ein ungewöhnliches Ausmaß erreichen kann. Bei *Ch. bostrychoides* konnte ein derartiges Verhalten nicht entdeckt werden. Bei *Ch. Kunzeanum* entsteht daher aus einem einzigen Sexualakt eine Vielzahl von Frucht-

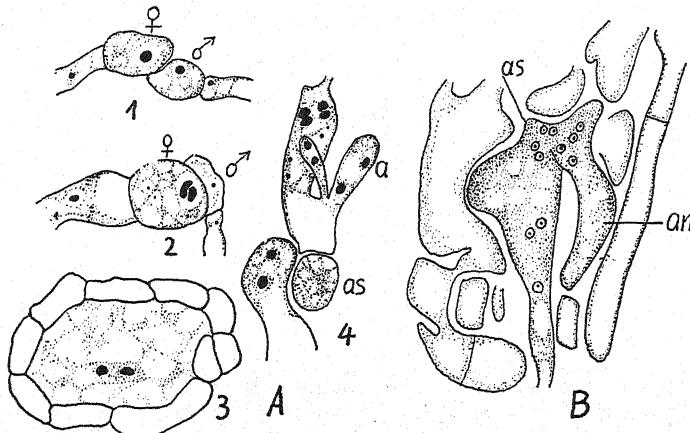


Fig. 109. A *Perisporium funiculatum* Preuss. 1 Männliche und weibliche Zelle vor der Kopulation; 2 nach der Kopulation, das Antheridium ist leer; 3 junges Perithecioid mit einer zweikernigen losgelösten Zelle; die anderen sind desorganisiert; 4 Ascogon (as) mit ascogener Hyphe und zwei jungen Ascii (a). B *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. Antheridium (an), seine Kerne ins Ascogon (as) übergetreten. (A nach Beatus, B nach Killian.)

körpern (in einem Falle konnten mit Sicherheit 11 festgestellt werden). Im übrigen verläuft die Ascusbildung normal unter Karyogamie.

Aus der großen Zahl der untersuchten Arten in der Familie der *Sordariaceae* seien nur einige angeführt. In der Gattung *Sordaria* finden wir alle möglichen Fälle der Sexualität. Bei *Sordaria fimicola* Rob. (Greis 1936) wird ein schraubiges Ascogon mit mehrkernigen Zellen von einem fadenförmigen Antheridium befruchtet (Fig. 111 A<sub>1</sub>). Die Kerne des Antheridiums treten in das Ascogon über und aus allen Ascogonzellen sprossen ascogene Hyphen hervor. Wahrscheinlich findet im Ascogon Wanderung der männlichen Kerne in die einzelnen Ascogonzellen statt. Im Ascus erfolgt Karyogamie und Reduktionsteilung. In anderen Fällen fehlt bei der gleichen Art ein Antheridium, und das Ascogon treibt aus irgendeiner Zelle einen Fortsatz, der eine vegetative Mycelhyphe aufsucht und mit ihr kopuliert. Das Ascogon nimmt in diesen Fällen aus den Hyphen Kerne auf und entwickelt sich normal unter Karyogamie weiter (Fig. 111 A<sub>2</sub>). Nicht nur in den Ascogonzellen, sondern auch in den Zellen des Ascogonfortsatzes tritt Kernpaarung ein. Der Fortsatz erinnert als Aufnahmegerüst der männlichen Kerne noch an eine Trichogyne, beteiligt sich aber selbst ebenfalls am Fortpflanzungsprozeß, indem in ihm Kernpaarungen eintreten; er wurde daher als Scheintrichogyne bezeichnet. Der Pilz ist monözisch.

*Sordaria macrospora* Auersw. (Dengler 1937) bildet ebenfalls fädige Antheridien aus, die die schraubigen Ascogone befruchten. Ersatzvorgänge wurden nicht beobachtet, so daß Antheridienbefruchtung obligatorisch zu sein scheint. *Sordaria uvicola* Viala et

Mars. (Dengler 1937) bildet dagegen keine Antheridien aus und die Ascogone entwickeln sich autogam weiter. Es tritt in ihnen Kernpaarung ohne jeden äußerlich wahrnehmbaren Einfluß ein und im Ascus erfolgt Karyogamie. Bei einem Teil der Fälle verschmelzen aber die beiden Kerne des jungen Ascus nicht miteinander, sondern die ganze Entwicklung verläuft in der Haplophase. *Sordaria Breitfeldii* Zopf (Dengler 1937) hat noch fädige Antheridien, aber die schraubigen Ascogone entwickeln sich ohne Kernübertritt weiter; die Antheridien sind funktionslos. Die Entwicklung verläuft völlig

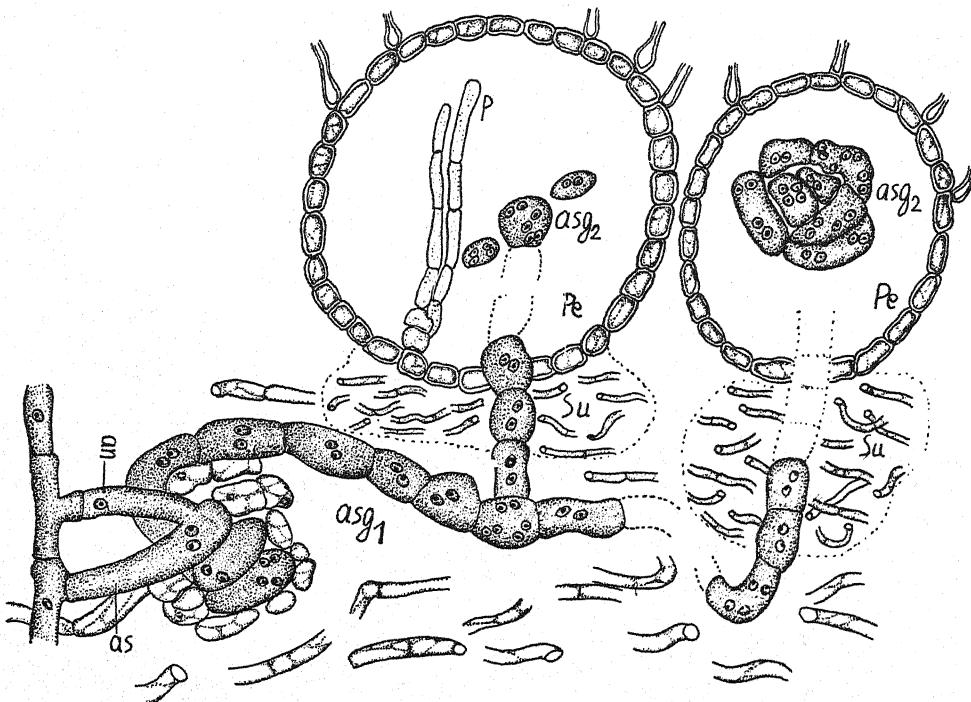


Fig. 110. *Chaetomium Kunzeanum* Zopf. Befruchtung und Perithecienbildung. Das Antheridium (an) hat einen Kern ins Ascogon (as) abgegeben, das zu einer langen primären ascogenen Hyphe ausgewachsen ist (asg<sub>1</sub>), die sich verzweigt (sekundäre ascogene Hyphen, asg<sub>2</sub>). Die sekundären Hyphen rollen sich am Ende auf und werden von einem Peritheciump umgeben; Su Subiculum des Fruchtkörpers, p Paraphysen. (Nach Greis.)

in der Haplophase und der eine der beiden Ascuskerne geht zugrunde, während vom anderen die acht Ascosporen abstammen. In vielen Fällen ist bei der gleichen Art auch das Ascogon funktionslos und nicht einmal die Fruchtkörperbildung ist an das Ascogon gebunden. Die Fruchtkörper entstehen dann über Anastomosen von vegetativen Mycelhyphen (Fig. 111 B). Ob Kernübertritt zwischen den beiden vegetativen Hyphen stattfindet, ist wenigstens bei einem Teil der Fälle nicht zu entscheiden. Auch in den Fällen, in denen über vegetativen Hyphenanastomosen Fruchtkörper entstehen, verschmelzen im Ascus die beiden Kerne nicht, sondern der eine geht zugrunde und der andere liefert die Sporenkerne. In allen Fällen und bei allen Arten von *Sordaria* sind die reifen Sporen zweikernig. Die Zweikernigkeit wird durch eine Teilung des einen Sporenkernes in der reifenden Spore hergestellt. In der Gattung finden wir nach dem Gesagten alle Befruchtungsarten, von der Antheridienbefruchtung bis zur völligen Apogamie. Alle unter-

suchten Arten sind monözisch. Bei *Sordaria fimicola* scheinen aber auch diözische Rassen vorzukommen (P a g e 1933).

Bei *Sordaria fimicola* gelang es, durch Röntgenstrahleneinwirkung (Greis 1941) nicht nur Miktohalplonten und reine Diözisten, sondern auch alle möglichen Fälle von relativer Sexualität künstlich herzustellen, so Überweibchen, normale Weibchen, schwache Weibchen, Übermännchen, normale Männchen und schwache Männchen. Ferner konnten aus künstlich hergestellten Diözisten wieder Monözisten gewonnen werden, und zwar solche mit und solche ohne Realisatoren. Die einzelnen Geschlechtsstufen ließen sich morphologisch und kombinatorisch deutlich unterscheiden. Dabei zeigte sich, daß die Reduktionsteilung im ersten, zweiten (oder dritten) Teilungsschritt im Ascus ablaufen kann. Dies ließ sich dadurch feststellen, daß die einzelnen Sporen der Reihe nach isoliert und auf ihr Geschlecht geprüft wurden (vgl. Fig. 7). Bei einer Kombination zwischen einem starken und einem schwachen Weibchen mit einem Männchen wurden in einem Fruchtkörper alle drei Mycelien wiedergefunden, es hatte also das Ascogon des starken Weibchens mit einer Hyphe des schwachen Weibchens und mit einer des Männchens kopuliert. Jeder Ascus enthielt aber stets nur zwei der drei möglichen Geschlechter, woraus hervorgeht, daß Polyspermie im strengen Sinne (Verschmelzung von mehr als zwei Kernen im Ascus) nicht stattgefunden hat. Normalerweise waren unter den zahlreichen Einsporkulturen nur zwei Geschlechter festzustellen, verschieden starke Weibchen und verschieden starke Männchen.

In einer Kombination, wobei der eine Partner ein normales Weibchen, der andere ein normales Männchen war, wurden aus der Kombination zahlreiche Sporen ascusweise isoliert, und es zeigte sich dabei, daß die aus einem Ascus stammenden Sporen mehr als zwei „Geschlechtern“ anzugehören schienen. Während normalerweise vier Sporen dem männlichen und vier Sporen dem weiblichen Geschlecht angehören und dementsprechend jedes der vier männlichen Mycelien mit jedem der vier weiblichen fertilen Verbindungen eingehen kann, traten plötzlich vier Geschlechtsgruppen auf. Die Männchen 1 und 2 konnten nur noch mit den Weibchen 3 und 4, aber nicht mehr mit 7 und 8 kopulieren. Ebenso konnten die Männchen 5 und 6 nur noch mit den Weibchen 7 und 8 kopulieren, nicht aber mit den Weibchen 3 und 4. Es hatte somit den Anschein, als seien nicht mehr 2, sondern 4 Geschlechter vorhanden. Solche Fälle bezeichnete man in der Literatur als „Tetrapolarität“, womit man das Vorhandensein von vier Geschlechtern konstatierte. In Wirklichkeit handelt es sich aber nicht um vier Geschlechter, sondern um zwei; nur sind die beiden Gruppen in ihrer Ausprägung durch das Vorhandensein von Sterilitätsfaktoren verwischt (siehe die folgende Tabelle):

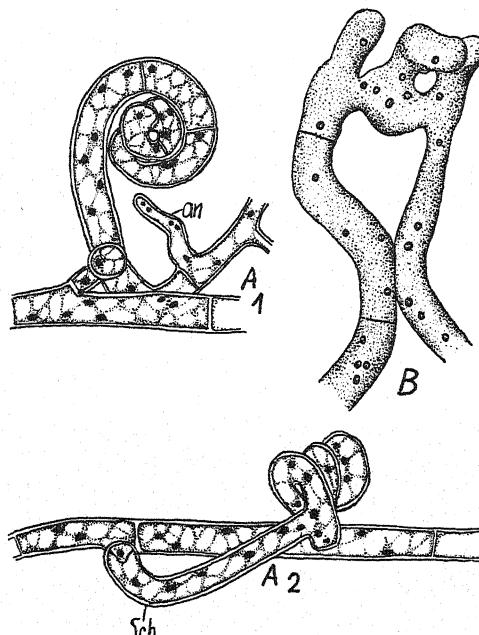


Fig. 111. *A* *Sordaria fimicola* Rob. 1 Ascogonschraube mit einem Antheridium (*an*); 2 Befruchtung eines Ascogons durch eine vegetative Hyphe, das Ascogon mit einer Scheintrichogyne (*Sch*) ausgewachsen, die vegetative Zelle hat eine Kopulationspapille in die Scheintrichogyne getrieben. *B* Somatogene Befruchtung zwischen zwei Hyphen bei *Sordaria Brefeldii* Zopf. (*A* nach Greis, *B* nach Dengler.)

	$\alpha S$	$\alpha S$	$\gamma S$	$\gamma S$	$\alpha s$	$\alpha s$	$\gamma' S$	$\gamma' S$
	M1	M2	W3	W4	M5	M6	W7	W8
$\alpha S$ M1	—	—	+	+	—	—	—	—
$\alpha S$ M2	—	—	+	+	—	—	—	—
$\gamma S$ W3	+	+	—	—	—	—	—	—
$\gamma S$ W4	+	+	—	—	—	—	—	—
$\alpha s$ M5	—	—	—	—	—	—	+	+
$\alpha s$ M6	—	—	—	—	—	—	+	+
$\gamma S$ W7	—	—	—	—	+	+	—	—
$\gamma S$ W8	—	—	—	—	+	+	—	—

— = keine Reaktion; + = reife Fruchtkörper;  $\alpha$  und  $\gamma$  die beiden Realisatoren,  $S$  und  $s$  die Sterilitätsfaktoren.

Diese Faktoren, die in der Ein- oder Mehrzahl vorhanden sein können, verhindern die Kopulation derjenigen Individuen, die sie besitzen. Die Sterilitätsfaktoren können die verschiedensten Gene sein, z. B. solche, die die Auflösung der trennenden Querwände zwischen Antheridium und Ascogon verhindern. Es sind bei *Sordaria* mit höchster Wahrscheinlichkeit Enzymgene, die bei homozygotem Vorhandensein die Ausbildung des Zellwandlösungsenzymhs hemmen, das für die Auflösung der Wände der beiden kopulierenden Hyphen nötig ist. Dementsprechend unternehmen die beiden Sexualorgane zwar Versuche, miteinander zu kopulieren, sie legen sich aneinander; aber die trennenden Wände werden nicht gelöst. In anderen Fällen können die Sterilitätsgene Plasmashädigungsgene sein, die bei Homozygotie das Plasma der beiden Kopulanten zum Gerinnen bringen (wie bei *Ustilago*). In wieder anderen Fällen sind es andere Störungsgene, die bei homozygotem Zustande irgend einen Lebensablauf hemmen, z. B. die Kernverschmelzung, die Lebensfähigkeit der beiden Kopulationskerne oder des einen der beiden in dem Mischplasma, Gene, die die Hutaufspannung bei den Hutpilzen hemmen (*Coprinus*), die die Stielstreckung zum Ausfall bringen. Je nach der Wichtigkeit der betreffenden gehemmten Merkmale kommt es zur verringerten Fertilität oder zur völligen Sterilität.

Die Sterilitätsgene haben daher nichts mit der Sexualität als solcher zu tun, wenn sie auch zur Unfruchtbarkeit führen, da sie wichtige Lebensabläufe zerstören. Im Falle von *Sordaria* konnte dies noch dadurch bewiesen werden, daß die steril erscheinenden Männchen und Weibchen mit anderen Männchen oder Weibchen, die anderer Herkunft waren und die Sterilitätsgene nicht besaßen, ohne weiteres kopulieren und Fruchtkörper hervorbringen konnten. In diesen letzteren Fällen konnte nachgewiesen werden, daß außer den Anastomosen zwischen den Antheridien auch zahlreiche vegetative Anastomosen zwischen den Mycelhyphen innerhalb des männlichen und weiblichen Geschlechts zustandekamen, während bei den Mycelkombinationen, die einen Sterilitätsfaktor gemeinsam hatten, auch keine vegetativen Anastomosen möglich waren; mit anderen Worten, es fehlte den Mycelien das Enzym, das die Zellwände löste — im Falle der Homozygotie bezüglich der Sterilitätsgene —. Im Verlaufe der weiteren Betrachtungen werden wir noch weitere solche Fälle kennenlernen und daraus ersehen, daß es auch bei den Pilzen nur zwei Geschlechter gibt, und daß die anderen Erscheinungen mit der Sexualität nichts zu tun haben.

Von großem Interesse waren die in den Röntgenversuchen erhaltenen Mikroaplonten. Solche haben wir bei den *Mucoraceae* schon kennengelernt. Sie kamen bei *Sordaria fimicola* dadurch zustande, daß die Sporen, die ein-, später zweikernig sind, zwei verschiedengeschlechtige Kerne enthielten. Die Entstehung kann man sich so

vorstellen, daß die Röntgenstrahlen im Augenblick der Zweikernigkeit der soeben fertigen Sporen eingewirkt haben und den einen Kern männlich, den anderen weiblich abgewandelt haben. Eine andere Möglichkeit ist die, daß die Röntgenstrahlen zwar schon bei der Reduktionsteilung gewirkt haben, daß aber dabei nicht chromosomale, sondern nur chromatidale oder halbchromatidale Abwandlungen erfolgt sind. Auch in diesem Falle müssen die Sporen zwei verschiedene Geschlechtskerne erhalten, da die Halbchromatiden erst bei der Kernteilung in der Spore getrennt werden. Wichtig ist, daß in beiden Fällen Miktohaplonten entstehen können. Die Miktohaplonten waren in sich steril. Sie besaßen zwar männliche und weibliche Kerne, die zu einer Kopulation fähig waren, diese blieb aber wegen des Besitzes gemeinsamer Sterilitätsfaktoren aus. An sich wäre es auch möglich, sich vorzustellen, daß durch das enge Zusammensein der beiden Kerngruppen keine Kopulationsstimmung eintrete. Daß in dem vorliegenden Falle aber Sterilitätsfaktoren im Spiele waren, zeigte sich darin, daß die beiden Kerngruppen nach ihrer künstlichen Trennung durch Hyphenisolation und längere getrennte Weiterzucht bei erneuter Kombination auch nicht kopulationsfähig wurden, wohl aber mit anderen entgegengesetzten geschlechtigen Mycelien, die den Sterilitätsfaktor nicht besaßen, ohne weiteres kopulieren konnten.

Von Bedeutung für die Sexualitätstheorie war ferner der Umstand, daß es gelang, aus den künstlich hergestellten diözischen Mycelien wieder monözische zu erhalten, und zwar durch Genaustausch oder Chromosomenstücktausch (Translokation). Bei der Kombination eines Männchens von der Struktur HAM (weiß und struppig) mit einem starken Weibchen GNFF (glatt und schwarz) wurden aus einem Ascus neben 4 normalen diözischen Mycelien 4 solche erhalten, die in sich wieder die Fähigkeit hatten, Fruchtkörper mit Sporen zu erzeugen, ohne mit einem entgegengesetzten geschlechtigen Partner gepaart werden zu müssen. Zwei der betreffenden Mycelien hatten sowohl den Männlichkeitsfaktor M als den starken Weiblichkeitsfaktor FF; die zwei anderen dagegen hatten weder den einen noch den anderen Faktor, sie waren realisatorenlos geworden, trotzdem aber lebensfähig und fruchtbar geblieben. Das besagt aber, daß in jedem Mycel irgend etwas vorhanden sein muß, das auch ohne das Vorhandensein echter Geschlechtsfaktoren (Realisatoren) dem einzelnen Mycel das Geschlecht, und zwar ein zwittriges, aufprägt, also das, was als AG-Komplex bezeichnet wird. Da die Ausgangsmycelien für die Röntgenbestrahlung monözisch waren, aus ihnen durch Röntgeneinwirkung diözische erhalten werden konnten und aus diesen durch Realisatorenverlust wieder Monözisten, so dürfte feststehen, daß es Monözisten geben muß, die keine Geschlechtsrealisatoren besitzen, sondern bei denen der AG-Komplex, also die alternative Reaktionspotenz, durch Außenbedingungen gesteuert wird, mit anderen Worten, daß es primäre realisatorenlose Monözisten geben muß. Daneben gibt es auch sekundäre Monözisten, die Realisatoren besitzen, wie die Mycelien deutlich zeigen, die neben dem M-Faktor auch noch den FF-Faktor hinzuerhielten. Die realisatorenlosen und die realisatorenbesitzenden Mycelien unterschieden sich in einem wichtigen Punkt: während nämlich die realisatorenlosen neben Antheridienkopulation auch solche zwischen vegetativen Hyphen und Scheintrichogynen zeigten, also deuterogame Befruchtungen, zeigten die realisatorenbesitzenden Mycelien grundsätzlich nur Befruchtungen zwischen einem Antheridium und einem Ascogon, niemals aber Kopulation der Ascogene mit vegetativen Hyphen, d. h. die Sexualität der realisatorbesitzenden Monözisten ist stabil, die der realisatorlosen aber labil. Dies ist ein grundsätzlicher Unterschied.

Von Bedeutung für die Sexualität der Pilze wurde eine andere Gattung, nämlich *Neurospora*, die Hauptfruchtform von *Monilia* (Dodge, Bäckus usw.). *Neur. sitophila* (Mont.) Shear & Dodge ist streng diözisch. Man unterscheidet ein A- und ein B-Mycel. Von männlichen und weiblichen Mycelien läßt sich insofern kaum sprechen, als beide entgegengesetzte Mycelien in der Lage sind, Perithecienanlagen hervorzubringen, die allerdings steril bleiben, wenn nicht das entgegengesetzte Mycel einkombiniert wird. Bei *Sordaria* konnten die künstlich hergestellten diözischen Mycelien ohne weiteres als männlich und weiblich unterschieden werden, da erstere nie Ascogene aufwiesen, letztere dagegen nur Ascogene. Wir haben also bei *Neurospora sitophila* die eigenartige Tatsache, daß jedes aus einer einkernigen Spore hervorgegangene Mycel sterile Fruchtkörper, sog. Sklerotien, hervorbringen kann, daß diese aber nur dann zu reifen Fruchtkörpern heran-

wachsen, wenn ein anderes Mycel in die Kultur eingebracht wird, wenn sich also A- und B-Mycelien gegenüberstehen. Die Befruchtung vollzieht sich dabei folgendermaßen: Ein schraubiges Ascogon wird von Hüllhyphen eingehüllt. Nunmehr wachsen die oberen Zellen des Ascogons zu langen und dünnen Hyphen aus, die aus dem Perithecium hervordringen und sich verzweigen. Außer den Ascogonen entstehen an den A- und B-Mycelien einkernige Microkonidien in flaschenförmigen Behältern und je nach den einzelnen Rassen auch noch mehrkernige Macrokonidien, die in Ketten stehen. In wieder anderen Fällen werden nur Macrokonidien oder beide Konidiensorten oder gar keine ausgebildet (Fig. 112). Daraus geht schon hervor, daß diese Konidien zunächst mit dem Geschlecht der Mycelien gar nichts zu tun haben. zieht man nun aus einer

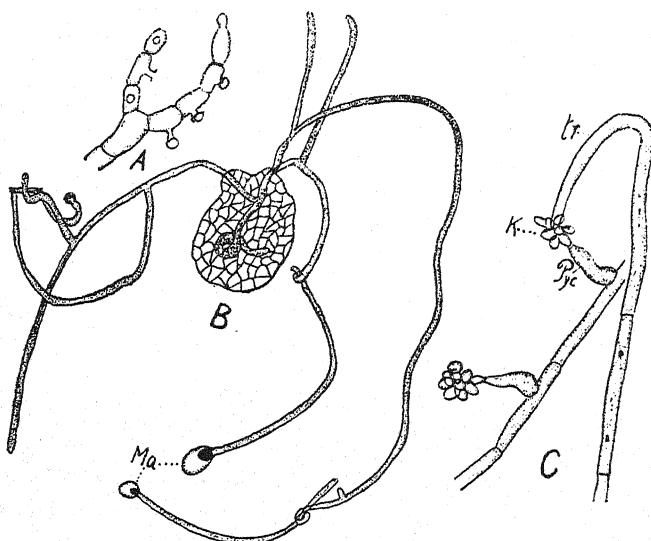


Fig. 112. A Endogene Microkonidien erzeugende Zellen von *Neurospora tetrasperma* Shear et Dodge; teils in Entleerung begriffen, teils leer. B *Neurospora sitophila* (Mont.) Shear et Dodge. Perithecium mit schraubigem Ascogon, das verzweigte Trichogynen entsandt hat, die mit den Keimschläuchen der Macrokonidien (Ma) kopuliert haben. C *Bombardia lunata* Zickl, die Trichogyne (tr) ist mit den in einem Pycnidium gebildeten und entleerten Pycnosporen (K) in Verbindung getreten. Pycniden. (A nach Dodge, B nach Backus, C nach Zickler.)

Anzahl von Ascosporen je Einsporkulturen heran, so entstehen in jeder derselben Ascogone, die in Fruchtkörper eingehüllt werden und nach außen dünne Hyphen hervorbreiben. Daneben entstehen entweder alle Konidiensorten oder nur die eine oder gar keine. Bringt man nun Macro- oder Microkonidien aus der einen Kultur in eine andere, so wachsen die dünnen Hyphen, die aus den sterilen Fruchtkörpern hervorwachsen, an die Macro- oder Microkonidien heran und treten mit ihnen in Verbindung, und zwar immer gleich mit mehreren. Nun erweist sich, daß die dünnen Hyphen, die von den Ascogonen ausgesandt werden, eine Art Trichogyne darstellen, sog. Empfängnishyphen (ob man sie als Trichogyne bezeichnet oder nicht, ist nicht von Wichtigkeit). Nur die Spitzen der Empfängnishyphen scheinen mit den Konidien kopulieren zu können. Der Inhalt der Konidien tritt zum größten Teil in die Empfängnishyphe über, vor allem der Kern. Die aus den einzelnen Konidien übergetretenen Kerne wandern durch die Empfängnishyphen in das Ascogon, das sich nunmehr bis zu reifen Sporen weiterentwickelt.

Bringt man nun die Konidien nicht in unmittelbare Nähe von Empfängnishyphen, sondern weiter entfernt davon in die Kulturen, so keimen die Konidien zu kleinen Mycelien heran. Sobald nun eine Empfängnishyphe in die Nähe der Keimmycelien gelangt, stellen letztere ihr Wachstum ein und die Keimmycelhyphen treten in somatogame

Kopulation mit den Empfängnishyphen des Ascogons. Natürlich treten Kopulationen, wie sie auch beschaffen sein mögen, nur dann ein, wenn die Konidien oder die aus ihnen hervorgegangenen Mycelien dem entgegengesetzten Geschlecht angehören. Außer mit Keimmycelhyphen von Konidienkulturen können die Empfängnishyphen auch mit älteren Hyphen eines Mycels von entgegengesetztem Geschlecht kopulieren. Ja daneben finden sich bei der gleichen Art Fälle, in denen gewöhnliche Hyphen des einen Geschlechts mit gewöhnlichen Hyphen des anderen Geschlechts kopulieren, also ohne Mitwirkung der Ascogone. Die Kopulation erfolgt in diesem Falle völlig somatogam unter Isogamie. Antheridien fehlen in allen Fällen. Wie die verschiedengeschlechtigen Kerne zusammenkommen, ist belanglos; wichtig ist nur, daß Kerne von Mycelien mit entgegengesetztem Geschlecht zusammenkommen.

Wir halten uns nochmals vor Augen: Zur Erzielung reifer Fruchtkörper müssen zwei Mycelien miteinander in Kopulation treten, die dem entgegengesetzten Geschlecht angehören. Beide Mycelien können Ascogone und daneben Konidien hervorbringen. Letztere können auch fehlen und die Befruchtung wird dann durch gewöhnliche Hyphen durchgeführt. Außerdem ist zu beachten, daß nicht nur die Ascogone des Mycels I von den Konidien oder vegetativen Hyphen des Mycels II, sondern auch die Ascogone von Mycel II von den Konidien bzw. vegetativen Hyphen des Mycels I befruchtet werden können. Man kann sich aus diesen Gründen vorstellen, daß jedes Mycel beide sexuelle Potenzen enthält, also die männliche und die weibliche. Wenn eine Befruchtung zwischen den männlichen und weiblichen Elementen eines Mycels nicht eintritt, so muß ein Hemmungsfaktor dafür vorhanden sein, ein Sterilitätsfaktor, der eine Kopulation zwischen den beiden Komponenten unmöglich macht. *Neurospora sitophila* wäre demnach ein selbststeriler Zwitter auf monözischer Grundlage. Die Diözie, die zu beobachten ist, wäre demnach vorgetäuscht. Zu dieser Auffassung kann man auf Grund der Tatsache kommen, daß in beiden Geschlechtern Ascogone gebildet werden, daher also offensichtlich beide Geschlechter auch die „weibliche“ Anlage besitzen müssen. Würden die Sterilitätsfaktoren fehlen, so würde jedes Mycel in sich fertig sein.

Die Konidien, insbesondere die Microkonidien, wurden und werden von mancher Seite als „Spermatien“, also als männliche Organe bezeichnet. Dies ist nicht richtig, sondern es handelt sich lediglich um Konidien, um eine Nebenfruchtform, die jedes Geschlecht hervorbringen kann, die aber auch fehlen kann. Schon der Umstand, daß die Konidien zu Mycelien heranwachsen können, und zwar beide Sorten von Konidien, erweist ihre Konidiennatur. Sie sind daher gewöhnliche Konidien, die unter Umständen ein entgegengesetztes Ascogon befruchten können, aber nicht müssen, was von echten Spermatien gefordert werden muß. Der oben genannten Auffassung, daß der Pilz ein monözischer Zwitter mit Sterilitätsfaktoren ist, steht nichts im Wege; man muß sich aber im klaren darüber sein, daß dies nicht die einzige Deutungsmöglichkeit ist. Es kann sich nämlich genau so gut um einen genotypischen Diözisten handeln und aus diesem Grunde eine Kopulation der Ascogone mit den Konidien oder den vegetativen Hyphen des gleichen Mycels nicht zustandekommen, zumal die Konidien ja keine „Spermatien“ sind. Wenn nun jedes Mycel Ascogone bildet, so braucht dies noch lange nicht gegen Diözie zu sprechen. Der Pilz kann diözisch sein, trotzdem aber noch die Organe auch des anderen Geschlechts hervorbringen. Jeder Organismus enthält ja — darüber ist man sich heute allgemein einig — beiderlei Potenzen im sog. AG-Komplex. Dementsprechend kann er prinzipiell beiderlei Organe hervorbringen. Nicht die Organe sind das entscheidende, sondern die Kernnatur. Dies beweist schon die Tatsache, daß eine Befruchtung zwischen zwei entgegengesetzten Mycelien auch ohne Mitwirkung der Ascogone, also durch Kopulation irgendwelcher Mycelhyphen, erfolgen kann. Die Ascogone wären demnach als in Rückbildung begriffen aufzufassen. In diesem Falle ist die Annahme von Sterilitätsfaktoren völlig überflüssig. Diese Auffassung ist gegenüber jener, die Sterilitätsfaktoren annimmt, die einfachere. Möglich sind jedoch beide Auffassungen.

Genau die gleichen Verhältnisse wie bei *Neurospora sitophila* finden wir bei *Bombardia lunata* (Zickler 1937). Auch hier finden wir A- und B-Mycelien, die beide Ascogone und Microkonidien erzeugen. Das Ascogon wächst zu einer langen Trichogyne aus, die sich verzweigen kann und mit Microkonidien oder mit jungen Microkonidienbehältern

und auch mit unreifen Konidienbehältern kopulieren kann (Fig. 112 C). Der Pilz ist genotypisch diözisch.

Ganz andere Verhältnisse finden wir bei *Neurospora tetrasperma* Shear et Dodge und bei *Pleurage anserina* (Ces.) Ktze. (Dowding 1931, Ames 1932, 1934). Diese Pilze entwickeln in ihren Ascis normalerweise vier Sporen, von denen jede aus dem Ascus zwei Kerne mitbekommt, je einen männlichen und einen weiblichen. Das aus solchen Sporen hervorgehende Mycel erscheint monözisch, da es, ohne eines anderen Mycels zu bedürfen, reife Fruchtkörper hervorbringt. In Wirklichkeit wird über das Geschlecht der Sporenerne im Augenblicke der Reduktionsteilung entschieden; der Pilz ist geno-

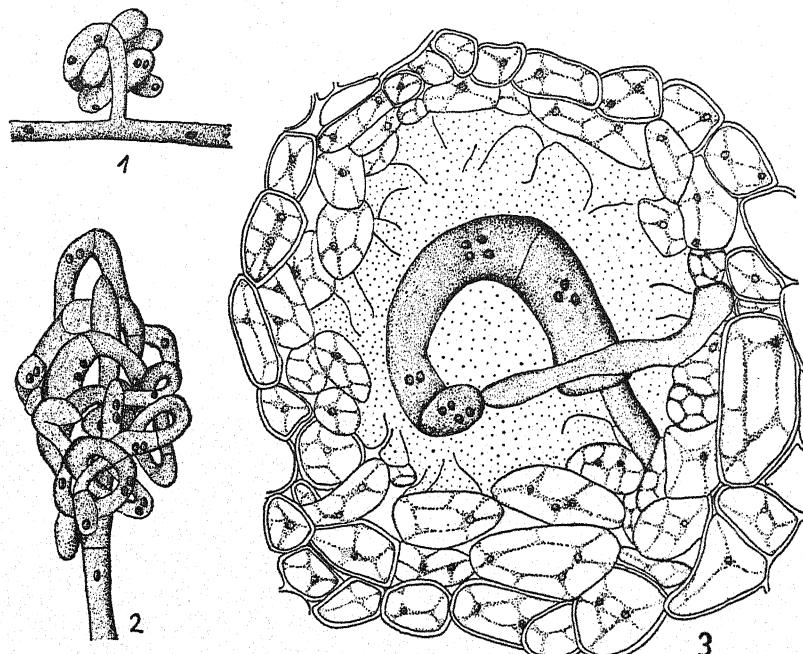


Fig. 113. *Rosellinia reticulospora* Greis. 1 Junges Ascogon; 2 reifes Ascogon mit autogam gepaarten Kernen; 3 junges Perithecium mit Ascogon mit Paarkernen und entleertem Antheridium. (Nach Greis und Greis-Dengler.)

typisch diözisch, aber durch die Zusammenfassung je eines weiblichen und eines männlichen Kernes in einer Spore enthält jedes daraus hervorgehende Mycel männliche und weibliche Kerne. Dies geht daraus hervor, daß in manchen Fällen nicht vier, sondern fünf Sporen in den Ascis gebildet werden. In diesem Falle besitzen drei Sporen je zwei Kerne — einen männlichen und einen weiblichen —, von den anderen beiden Sporen aber eine einen männlichen, die andere einen weiblichen Kern. Dementsprechend geht aus den drei zweikernigen Sporen je ein scheinbar zwittriges Mycel, aus den beiden anderen, einkernigen Sporen aber in einem Falle ein männliches, im anderen ein weibliches Mycel hervor. Und hierin zeigt sich die genotypisch bedingte Diözie des Pilzes. Reine diözische Myceten lassen sich aus der Aufzucht von Microkonidien gewinnen (die bei *Pleurage anserina* aber noch nicht zum Keimen gebracht wurden, was aber eines Tages zweifellos gelingen wird). Mit anderen Worten: *Neurospora tetrasperma* und *Pleurage anserina* sind genotypische Scheinzwitter heterokaryotischer Natur, also Miktohaplonten (auch als Mixochimären bezeichnet), deren künstliche Herstellung bei *Sordaria fimicola* gelungen ist. Die eingeschlechtigen Ascosporen bei *Neurospora* und *Pleurage* sind an ihrer kleineren Gestalt von den größeren heterokaryotischen Sporen zu

unterscheiden. Aus kleinen Sporen gewinnt man stets nur entweder männliche oder weibliche Mycelien, die gegenseitig getestet Fruchtkörper hervorbringen; aus den großen heterokaryotischen Sporen gehen Miktohaplonten hervor. Ebenso verhalten sich die Micro- und Macrokonidien. Ähnlich wie die beiden genannten Miktohaplonten *Neurospora tetrasperma* und *Pleurage anserina* verhält sich auch *Gelasinospora tetrasperma* (Dowding 1933). Auch sie ist ein Miktohaplont mit männlichen und weiblichen Kernen, doch sind die Ascogone völlig verloren gegangen und die Befruchtung erfolgt somatogen zwischen vegetativen Hyphen. Konidien fehlen.

Wie bei *Sordaria* und *Neurospora* sind auch bei *Rosellinia reticulospora* Greis (Greis, Greis-Dengler 1940) die Sexualvorgänge sehr labil geworden. Spiraling aufgerollte Ascogone, die in ihren Zellen mehrere Kerne besitzen, können von einem mehrkernigen Antheridium befruchtet werden, oder das Ascogon treibt eine Scheintrichogyne aus, die irgendeine Hyphe aufsucht und mit ihr kopuliert (Fig. 113). Es kann sogar vorkommen, daß ein Ascogon schon mit einem Antheridium kopuliert hat und trotzdem nochmals mittels einer Scheintrichogyne mit einer vegetativen Hyphe kopuliert. Ferner kann jedwede Kopulation mit Antheridien oder vegetativen Hyphen fehlen, und in den Ascogonzellen tritt autogame Kernpaarung ein. In wieder anderen Fällen ist das Ascogon stark reduziert und sieht nahezu einer gewöhnlichen Hyphe ähnlich. Auch solche weibliche Hyphen können mit irgendwelchen Hyphen kopulieren, und die Kopulation erinnert dann völlig an reine Somatogamie. Die Ascusentwicklung verläuft normal unter Hakenbildung. Die Art ist monözisch.

Aus der Familie der *Gnomoniaceae* sei *Gnomonia leptostyla* Ces. et de Not. und *Gn. erythrostoma* Pers. genannt (Likhité 1926). Antheridien und Ascogone der ersten Art sind spiraling und mehrkernig. Das Ascogon ist etwas kräftiger und hat größere und weniger Kerne. Zwischen beiden findet Befruchtung statt und aus dem Ascogon sprossen die ascogenen Hyphen hervor. Die Kerne verschmelzen im Ascus. Der Pilz ist wahrscheinlich monözisch. Bei der zweiten Art fehlen Antheridien und die mehrkernige Endzelle des Ascogons ist die eigentliche Ascogonzelle, in die aus der darunterliegenden subterminalen Ascogonzelle, die sich als Antheridium beträgt, viele Kerne übertreten. Im übrigen verläuft dann die Entwicklung normal. Die Ascii entstehen unter Hakenbildung. Mit *Gn. erythrostoma* stimmt auch die *Polystigmataceae* *Polystigma rubrum* (Pers.) DC. überein (Nienburg 1914), bei der eine vielkernige Nachbarzelle die einkernige Ascogonzelle befruchtet, indem aus der antheridialen Ascogonzelle ein Kern durch einen Porus überwandert (Fig. 114 A). Aus der nunmehr zweikernigen Ascogonzelle stammen alle ascogenen Hyphen ab, die übrigen Ascogonzellen gehen zugrunde. *Gnomonia ulmea* Thuem. hat nach Pomerleau (1938) schraubige Ascogone, aber keine Antheridien. Innerhalb der Ascogonzzellen, die mehrkernig sind, kommt es zur autogamen Kernpaarung und die Kernpaare wandern in die ascogenen Hyphen hinaus.

In der Familie der *Stigmataceae* hat *Stigmata Robertiana* Fr. nach Killian (1922) ein mehrzelliges Ascogon, von dem eine mittlere Zelle zur Ascogonzelle wird. Mit ihr kopuliert ein schlankeres Antheridium, und zwei Kerne des Antheridiums treten in die zweikernige Ascogonzelle über. Aus letzterer sprossen die ascogenen Hyphen hervor, an deren Ende unter Hakenbildung die Ascii entstehen.

### 8. Die Phacidiales.

Sehr stark an reine Somatogamie erinnert die Befruchtung bei der *Cryptomycetaceae* *Cryptomyces Pteridis* (Reb.) Rehm (Fig. 114 B). In dem jungen Fruchtkörper erscheinen inhaltsreiche fertile Hyphen, die sich in eine Anzahl Zellen zergliedern. Die subterminalen Zellen zweier aneinander liegender Hyphen treten durch kleine Kopulationspapillen in Verbindung und der Kern der einen wandert in die andere subterminale Zelle über. Die Ascogone sind daher völlig rückgebildet und die Befruchtung erfolgt somatogam zwischen zwei fertilen Hyphen („Parallelfadentypus“ nach Killian 1918).

Bei *Lophodermium hysteroides* Sacc. sollen mehrere Ascogonzzellen unter zeitweiliger Auflösung der Querwände in Verbindung treten. *Loph. Pinastri* Chev. scheint Ascogone mit Trichogyne zu besitzen, die durch Microkonidien befruchtet werden sollen (Jones 1935).

*Higginsia hiemalis* (Higg.) Nannf. bildet im Laufe des Sommers Macrokonidien aus, die den *Fusarium*-Sporen ähnlich sind und die kleinere Konidien abschnüren. Im Herbst werden in den gleichen oder anderen *Acervuli* an verzweigten Konidienträgern Microkonidien abgeschnürt. Gleichzeitig erscheinen in Hyphenknäueln schraubige Ascogone, die aus etwa 10 Zellen bestehen. Ihre Trichogyne dringt ins Freie, zu dem darüber liegenden *Acervulus*. An den Trichogynen findet man Microkonidien haften, die möglicherweise Kerne in die Trichogynen abgeben (Bäckus 1934). Im nächsten Frühjahr entstehen die Asci mit Haken.

### 9. Die Pezizales.

Bei *Pyronema confluens* (Pers.) Tul. verläuft die Befruchtung folgendermaßen: Ein vielkerniges, keulenförmiges und einzelliges Ascogon besitzt am Scheitel eine ein-

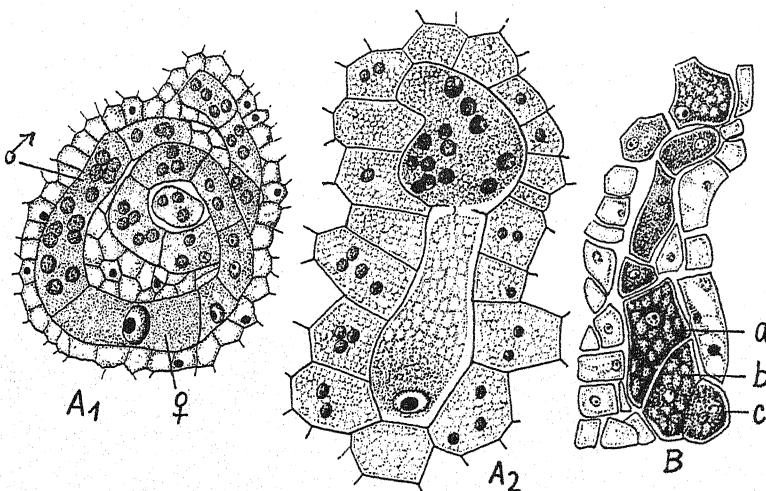


Fig. 114. A *Polystigma rubrum* (Pers.) DC. 1 Schraubiges Ascogon mit einer weiblichen und männlichen Zelle; 2 vielkerniges Antheridium und einkerniges Ascogon kurz vor der Befruchtung, die trennende Wand aufgelöst. B *Cryptomyces Pteridis* (Reb.) Rehm. Die Zelle a der fertilen Hyphe streckt sich später in die Länge, c die terminale Zelle, b die subterminale Zelle; je eine subterminale Zelle zweier anliegender fertiler Hyphen kopulieren später. (A nach Nienburg, B nach Killian.)

zellige Trichogyne, die ebenfalls mehrere Kerne enthält. Die Trichogyne tritt mit einem mehrkernigen und keuligen, aber wesentlich schlankeren Antheridium in Kopulation, und aus demselben treten die Kerne in die Trichogyne über und wandern ins Ascogon (Fig. 115). Die Trichogynkerne gehen zugrunde (Claussen 1912). Aus dem Ascogon wachsen nunmehr die ascogenen Hyphen hervor; an diesen entstehen die Asci unter Hakenbildung, vielfach unter Büschelbildung (*Pyronema*-Typ). In den Asci findet die Kernverschmelzung statt. Soweit ist alles klar und sind sich auch die einzelnen Autoren einig. Bezüglich der Kernverschmelzung bestehen aber zwei entgegengesetzt gerichtete Anschaauungen. Während Claussen als einzige Kernverschmelzung die im Ascus gelten läßt und nach ihm im Ascogon nur Kernpaarung, aber keine Kernverschmelzung stattfindet, behauptet die englische Schule jedoch nach wie vor, daß die Kernverschmelzung im Ascus nicht die einzige ist, sondern daß die aus dem Antheridium ins Ascogon übergetretenen Kerne sofort im Ascogon mit den Ascogonkernen verschmelzen. Hierauf paaren sich je zwei Verschmelzungskerne, wandern als Paarkerne in die ascogenen Hyphen und in den Ascus und verschmelzen hier zum zweiten Male (sogenannte „doppelte Befruchtung“, besser doppelte Kernverschmelzung). Gwynne-Vaughan und Williamson (1931) untersuchten erneut den Pilz unter besonderer Berücksichtigung der Frage der doppelten Kernverschmelzung und kamen auf Grund von Chromo-

somenzählungen zu dem Ergebnis, daß doppelte Kernverschmelzung stattfindet. Die Zygotenerne in den jungen Ascis sind danach tetraploid und im Ascus erfolgt doppelte Reduktion. Während Claussen und die beiden letztgenannten Forscher Kernübergang aus dem Antheridium ins Ascogon beobachtet haben, nimmt Dangeard (1907) an, daß das Ascogon ohne Mitwirkung des Antheridiums, das zwar mit dem Ascogon in Verbindung tritt, aber keine Kerne abgeben soll, seine Entwicklung fortsetzt. Das gleiche soll bei der Varietät *inigneum* (Brown 1909) stattfinden. Doppelte Kernverschmelzung soll auch bei *Pyr. domesticum* Sacc. stattfinden (Tandy 1927). Wieder anders verläuft die Entwicklung von *Pyronema confluens* nach M. und Mme. Moreau (1930). Nach ihnen findet, ähnlich wie Dangeard annimmt, kein Kernübergang aus dem Antheridium statt, sondern die Antheridien- und Trichogynkerne gehen zugrunde und nur die Ascogonkerne ordnen sich später — in den ascogenen Hyphen — zu Paaren. Sie finden keine doppelte Kernverschmelzung. Raymond (1934) findet bei *Lachnea stercorea* Pers. nicht nur Kernverschmelzungen im Ascogon, sondern auch in den vegetativen Hyphen. Nach Tandy verschmelzen im Ascogon von *Pyr. domesticum* nicht alle männlichen und weiblichen Kerne, sondern nur ein Teil. Der andere Teil paart sich nur und verschmilzt erst im Ascus. Dementsprechend kommen im Ascus diploide und tetraploide Zygotenerne vor und desgleichen einmalige und zweimalige Reduktion der Chromosomenzahl, je nachdem der Zygotenkern diplo- oder tetraploid ist.

Wie schon in der Einleitung zur Sexualität der *Ascomycetes* (s. S. 147) angeführt wurde, ergab sich aus Untersuchungen des Verf., daß im Ascus von *Pyronema confluens*, ebenso wie bei *Erysiphe Martii*, neben diploiden auch triplo- und tetraploide Zygotenerne tatsächlich vorkommen, daß aber die diploiden Kerne im Ascogon, in den ascogenen und vegetativen Hyphen nicht durch Kernverschmelzung entstehen, sondern durch abnorm frühe Längsspaltungen der Chromosomen bei einer vorausgehenden Kernteilung, wodurch die folgenden Tochterkerne diploide Chromosomenzahlen erhalten. Im Ascus können zwei haploide Kerne, zwei diploide oder ein haplo- und ein diploider verschmelzen, wodurch 2n-, 3n- und 4n-Zygotenerne in den Ascis zustandekommen. Eine doppelte Kernverschmelzung findet aber bei beiden Arten nicht statt. Bei der Kernteilung im Ascus werden in 3 Schritten die Chromosomenzahlen auf die Haploidzahl herabgesetzt, doch können schon die Sporenkerne wieder diploid werden, indem bei der ersten Teilung in der keimenden Spore wiederum vorzeitige Chromosomenlängsspaltungen auftreten.

Ähnlich wie bei den *Sphaeriales* und den anderen bisher besprochenen *Ascomycetes* ist auch bei den *Pezizales* die Zygogamie labil geworden, und es kommt nicht mehr darauf

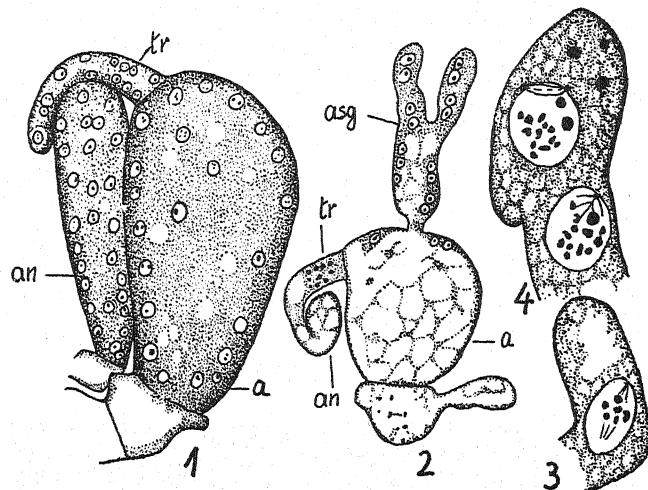


Fig. 115. *Pyronema confluens* (Pers.) Tul. 1 Ascogon (a) mit Trichogyne (tr) und ein Antheridium (an) vor der Befruchtung; 2 Ascogon (a), dessen Trichogyne (tr) mit dem Antheridium (an) kopuliert hat, in der Trichogyne degenerierte Trichogynkerne, das Ascogon mit einer ascogenen Hyphe (asg) ausgewachsen; 3 Kernteilung in einer vegetativen Hyphe (6 Chromosomen); 4 ascogene Hyphe mit sich teilendem Kernpaar mit je 12 Chromosomen, was als Beweis für stattgefunden Kernverschmelzung im Ascogon angesehen wird. (1—2 nach Claussen, 3—4 nach Gwynne-Vaughan.)

an, wo und wie der Kernübergang in die weibliche Hyphe erfolgt. Wichtig ist nur noch, daß im Ascus zwei Kerne verschmelzen. Bei diözischen Formen ist das Sexualgeschehen insofern noch konstanter, als es darauf ankommt, daß aus dem einen Geschlecht Kerne in das andere Geschlecht eingebracht werden, sei es durch Antheridienbefruchtung oder Konidienbefruchtung oder somatogame Vorgänge. Bei den Monözisten ist auch dies nicht mehr notwendig, sondern die im Ascus verschmelzenden Kerne können der gleichen Zelle (einer Ascogon-Zelle oder einer gewöhnlichen Hyphe) angehören und jede Zellverschmelzung kann überflüssig sein. Mit verschwindenden Ausnahmen ist nur noch die Kernverschmelzung im Ascus nötig, um die Entwicklung zu Ende zu führen. Diesen Verhältnissen zufolge ist das Bild des ersten Teiles der Geschlechtsabläufe bei den einzelnen Gattungen und Arten, ja sogar innerhalb ein und derselben Art, ein sehr verschiedenes.

Eine ähnliche Befruchtung wie *Pyronema* weist *Cubonia brachyasca* Sacc. auf: Keulige Ascogone werden von einem Antheridium umschlungen und erhalten aus diesem Kerne. Im Ascogon erfolgt Kernpaarung, im Ascus Karyogamie (Satin 1919). Bei *Ascodesmis nigricans* v. Tiegh. winden sich Ascogon und Antheridium schraubig umeinander und treten in Kopulation mittels einer Trichogyne (Fig. 116 A). Im Ascus erfolgt Kernverschmelzung. Nach Swingle (1933) sollen bei der letzten Art doppelte Kernverschmelzungen vorkommen. Ähnlich entwickeln sich andere Formen, so *Ascobolus magnificus* Dodge (Fig. 116 D), *Asc. strobilinus* Schweiz. und *Ascophanus aurora* Boud. *Ascobolus* hat nach Schweizer (1931) nur eine einfache Kernverschmelzung im Ascus, was dadurch leicht festzustellen ist, daß die männlichen Kerne kleiner sind als die weiblichen. *Ascophanus aurora* und *Ascobolus magnificus* sollen jedoch doppelte Kernverschmelzung aufweisen (Gwynne-Vaughan und Williamson 1932, 1934). Ähnlich wie *Pyronema* entwickelt sich auch *Aleuria wisconsinensis* (Aldinger 1936).

Während sich bei den genannten Formen die Befruchtung stets unter Mitwirkung des Ascogons oder in demselben autogam vollzieht, hat das Ascogon bei anderen Formen überhaupt keine Bedeutung mehr für die Kopulation, die vielmehr rein somatogam zwischen zwei beliebigen Mycelhyphen erfolgt, so bei *Humaria granulata*, *Lachnea melaloma* und *Ascobolus furfuraceus*. *Humaria granulata* Quel. besitzt zwei verschiedene Mycelgruppen, A und B. Jedes Mycel erzeugt Ascogone, ist aber für sich nicht entwicklungsfähig. Die Ascogone gehen zugrunde, wenn nicht das entgegengesetzte Geschlecht hinzugebracht wird. Bringt man zu einem A-Mycel ein B-Mycel oder umgekehrt, so tritt zwischen vegetativen Hyphen Kopulation ein und die Kerne aus den Hyphen des einen Mycels wandern in die des anderen über (Fig. 117 A). Dabei erhalten die in der Nähe der Anastomosen liegenden Ascogone infolge Kernwanderung ebenfalls männliche Kerne (besser Kerne des anderen Mycels), und die betreffenden Ascogone entwickeln sich nunmehr zu Fruchtkörpern weiter (Gwynne-Vaughan & Williamson 1930). Ähnlich scheinen sich *Humaria anceps* Rehm var. *aurantiaca* (Delitsch 1926) und *Ascobolus glaber* Pers. (Green 1930) zu verhalten, ebenso *Lasiobolus pulcherrimus* Crozat (Delitsch 1926).

*Lachnea melaloma* Alb. et Schw. hat schraubig gewundene Ascogone mit Trichogyne. Letztere ist aber funktionslos. Die Hyphen des männlichen Mycels kopulieren mit einer Stielzelle des Ascogons oder mit einer Seitenverzweigung des Ascogons. Die ascogenen Hyphen entspringen den mittleren Ascogon-Zellen. Hier, wie bei der vorigen Art, leiten die Ascogone die Ascusbildung ein, obwohl sie nicht mehr am Sexualakt teilnehmen. Dies deutet darauf hin, daß sie in Rückbildung begriffen sind. *L. melaloma* ist wahrscheinlich diözisch.

Auch die Ascogone des diözischen *Ascobolus furfuraceus* Pers. beteiligen sich nicht mehr an der Kopulation. Die Mycelien bilden in beiden Geschlechtern Konidien (Oidien). Diese keimen zu neuen Mycelien aus. Zwischen den Keimschlüchen und wahrscheinlich auch den älteren Hyphen der aus Oidien hervorgegangenen Mycelien und Hyphen des entgegengesetzten Geschlechtes treten Kopulationen somatogamen Charakters auf. Aus den Ascogon-Zellen wachsen dann die ascogenen Hyphen hervor, nachdem sie aus den vegetativen Hyphen die Kerne des anderen Geschlechts durch Kernwanderung aufgenommen haben (Green 1930; Dowding 1931).

So einfach die Verhältnisse zu liegen scheinen, so ist doch das Verhalten der Kerne in den Ascogonen sehr merkwürdig. Nach Schweizer (1932) findet nämlich vor dem Aussprossen der ascogenen Hyphen eine Wanderung von Kernen aus einigen Ascogon-

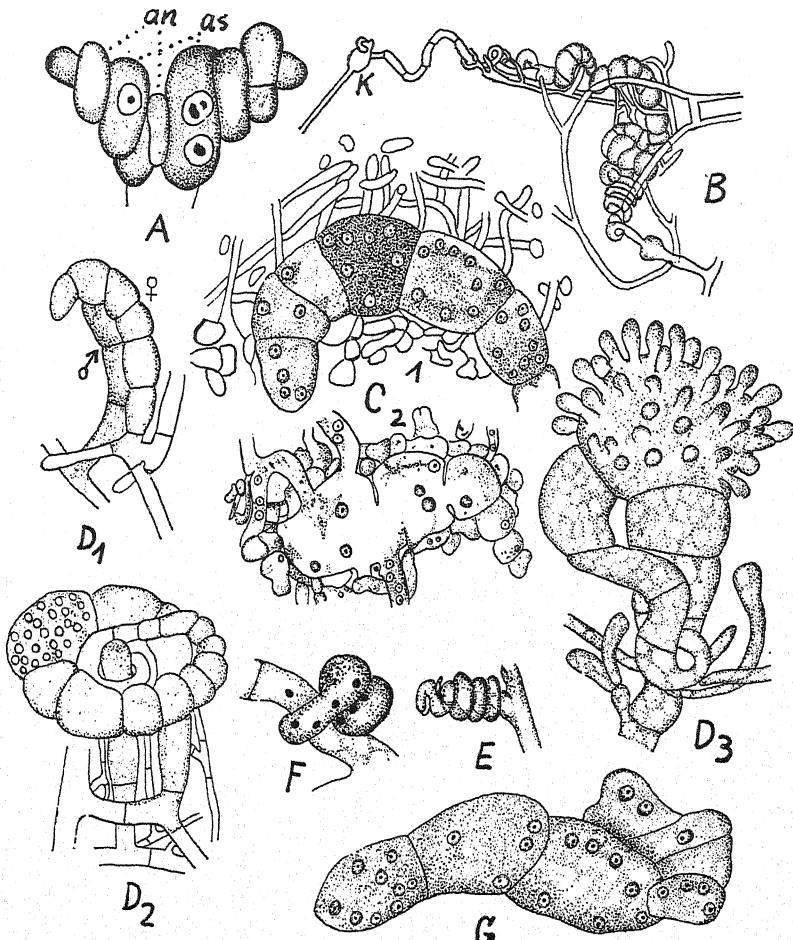


Fig. 116. *A* *Ascodesmis nigricans* van Tiegh. Ascogon (*as*) und Antheridium (*an*) haben sich umschlungen, im rechten Ascogonast zwei Kerne, die angeblich Zygotenerne sein sollen. *B* *Ascobolus carbonarius* Karst. Die Trichogyne des schraubigen Ascogons hat mit einer Konidie (*K*) kopuliert. *C* *Ascobolus citrinus* Schweiz. 1 Mehrzelliges Ascogon, 2 Auswachsen der ascogenen Hyphen aus dem Ascogon, die Ascogonwände teilweise aufgelöst. *D* *Ascobolus magnificus* Dodge. 1 Antheridium und Ascogon, 2 die Trichogyne des Ascogons hat das zentralgelegene Antheridium umschlungen, 3 aus dem Ascogon wachsen ascogene Hyphen hervor. *E* *Ascobolus immersus* Pers. Ascogon. *F* *Thelebolus stereoreus* Tode, Ascogon. *G* *Thecotheus Pelleieri* Cr. Ascogon. (*A* nach Claussen, *B* nach Dodge, *C* nach Schweizer, *D* nach Dodge, *D<sub>a</sub>* nach Gwynne-Vaughan, *E* nach Ramlow, *F* nach Ramlow, *G* nach Overton.)

zellen in eine bestimmte Zelle des Ascogons statt, wie wir dies bei autogamen bzw. parthenogamen Formen schon beobachten konnten. In dieser Hinsicht verhält sich der Pilz also parthenogam, indem Kernübertritt innerhalb des Ascogons zu beobachten ist. Wie läßt sich dies aber mit der Diözie vereinbaren? Haben wir doch gesehen, daß Kernübertritte aus den vegetativen Keimmycelien des einen Geschlechts in vegetative Hyphen des anderen Geschlechts vorkommen. Man könnte sich vorstellen, daß im

jungen Ascogon eine Entmischung der männlichen und weiblichen Kerne zustande kommt und die männlichen und weiblichen Kerne bei der Zellbildung im Ascogon auf verschiedene Zellen verteilt würden, ähnlich etwa, wie bei den Miktohaplonten die beiderlei Kerne vor der Anlage der Sexualorgane auf verschiedene Hyphen und Zellen verteilt werden. In diesem Falle würden die Hyphen des einen Mycelpartners infolge der somatogenen Kopulation heterokaryotisch werden, aber die einzelnen Ascogonzellen würden durch Entmischung der beiden Kerntypen wieder homokaryotisch werden. Es ist immerhin auffallend, daß die übrigen Ascogonzellen, wenn sie männliche und weibliche Kerne enthalten, nicht selbst zu ascogenen Hyphen auswachsen, sondern ihre Kerne in eine bestimmte Ascogonzelle abgeben, und daß nur diese ascogene Hyphen austreibt. Man könnte schließlich noch annehmen, daß die Art ursprünglich monözisch war und parthenogame Befruchtung des Ascogons aufwies, nunmehr diözisch geworden ist, und daß die Kernübertritte in eine privilegierte Ascogonzelle noch Anklänge an die ehemalige Parthenogamie darstellen. Allerdings scheinen die bisherigen Untersuchungen offensichtlich noch nicht in allen Punkten das Richtige getroffen zu haben. Weitere Untersuchungen müssen in diesen auffallenden Punkt noch klareres Licht bringen, bevor eine Deutung möglich ist. Es befriedigt weder die Deutung einer „Entmischung“ der Kerne noch die, daß die Kernwanderung innerhalb des Ascogons als Überrest einer parthenogenen Befruchtung aufzufassen wäre. Denkbar wäre es auch, daß jedes Mycel von vornherein heterokaryotisch ist, also nicht Diözie, sondern Miktohaplontie vorliege und daß die Kerne infolge des Zusammenlebens in einem Plasma ähnlich wie bei *Phycomyces* sexuell neutral sich verhielten, daß sie aber aktiv werden, wenn mit einem anderen Mycel vegetative Anastomosen zustandekommen und durch fremdes Plasma erst die sexuell entgegengesetzte Tendenz der beiderlei Kerne zur Auswirkung gebracht wird; oder es gibt monözische und diözische Rassen.

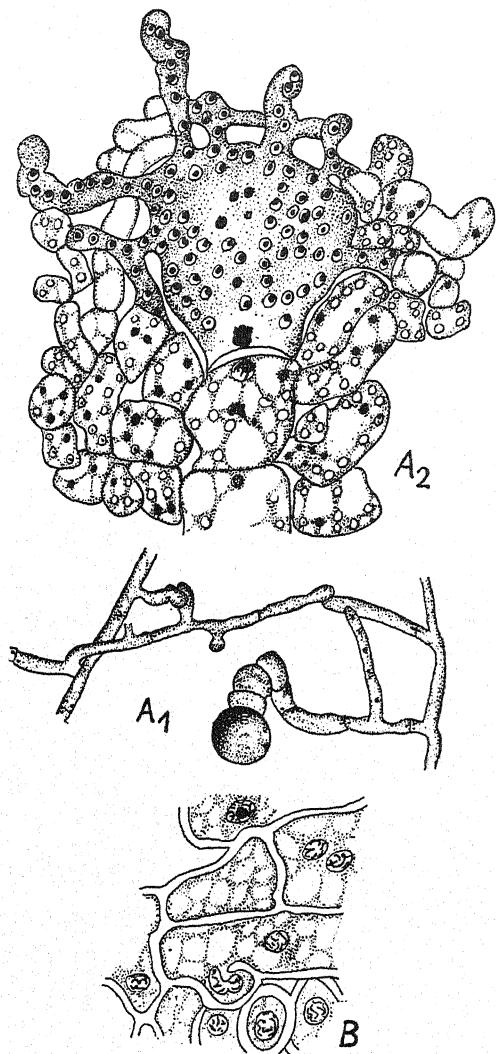


Fig. 117. A *Humaria granulata* Quel. 1 Ascogonentwicklung in der Nähe einer Mycelfusion, 2 Auswachsen der ascogenen Hyphen aus dem Ascogon. B *Humaria rutilans* (Fr.) Sacc. Zellfusion mit Kernpaarung. (Alles nach Gwynne-Vaughan.)

anderen Mycel vegetative Anastomosen zustandekommen und durch fremdes Plasma erst die sexuell entgegengesetzte Tendenz der beiderlei Kerne zur Auswirkung gebracht wird; oder es gibt monözische und diözische Rassen.

Vollkommen somatogen verläuft die Befruchtung bei *Humaria rutilans* (Fr.) Sacc. Sexualorgane fehlen überhaupt (Fig. 117B). Im jungen Apothecium finden zahlreiche somatogene Kopulationen zwischen irgendwelchen Hyphen statt, sowohl zwi-

schen Rindenhyphen, als zwischen Hyphen des Grundgewebes innerhalb des Apotheciums als auch zwischen den paraphysenbildenden Hyphen. Es schließt sich Paarkernbildung und Bildung von ascogenen Hyphen an, an denen die Ascis entstehen (Fraser 1908).

## 10. Die Helotiales.

*Sclerotinia Gladioli* (Drayton 1934) besitzt zweierlei Mycelien, A- und B-Mycelien, die beide neben echten Sklerotien noch Pseudosklerotien und Microkonidien hervorbringen. An den Pseudosklerotien spielen sich die Befruchtungsvorgänge ab. Aus ihnen wachsen kurze säulenförmige Fortsätze heraus, die am oberen Ende schwach schüsselartig erweitert sind. Im Innern der Säulen befinden sich die schraubigen Ascogone, die mehrzellig sind und eine Trichogyne tragen. Die letzteren dringen bis in die schüsselartige Erweiterung der Säulen vor. Bringt man nun auf den schüsselförmigen Teil der Säulen Ascosporen, so keimen diese mit Microkonidien aus, die sich an die Trichogynen heften und die Befruchtung durchführen. Außerdem entstehen Microkonidien an Konidienträgern in schleimigen „Sporodochien“. Die Befruchtung durch Microkonidien ist die einzige, die bei der Art vorkommt. Nach der Befruchtung wachsen die Säulchen zu den Apothecien heran und die Ascis reifen. Die Microkonidien konnten bisher nicht zum Keimen gebracht werden (Drayton 1934); doch sollen sie nach anderen keimen. Eine ähnliche Entwicklung hat eine zweite Art der Gattung, *Scl. convoluta* (Drayton 1937). Diese hat neben Microkonidien noch Macrokonidien. Es sollen aber nur die Microkonidien befruchten können.

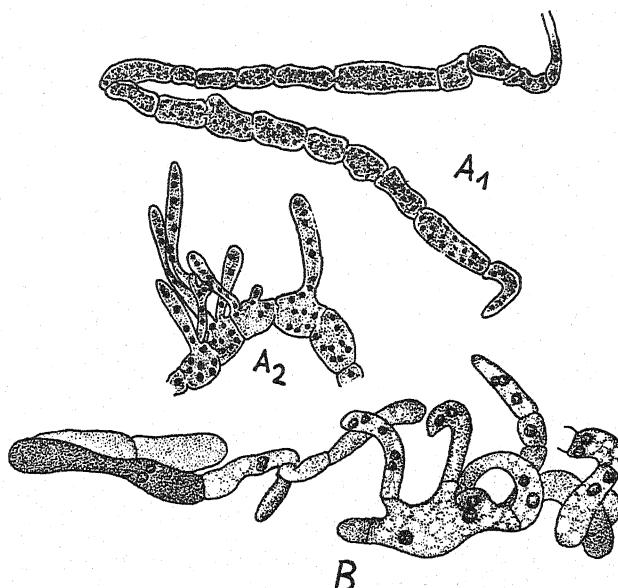


Fig. 118. A *Rhizina undulata* Fr. 1 Ascogon, 2 Auswachsen der ascogenen Hyphen aus den Ascogonzzellen. B *Spathularia velutipes* Cke. et Fari., Ascogonzzellen, z. T. mit ascogenen Hyphen auswachsend. (A nach Fitzpatrick, B nach Duff.)

## 11. Die Helvellales.

Unter den Rhizinaceae sei *Rhizina undulata* Fr. genannt (Fig. 118). Das Mycel des Pilzes bildet kleine Hyphenknäuel, wenn es zur Anlage von Fruchtkörpern schreitet. Wenn diese Knöllchen eine Größe von etwa 1 mm erreicht haben, finden sich in ihnen mehrere Ascogone, die aus einer Reihe von Zellen bestehen und am Ende eine zugespitzte Zelle besitzen, wahrscheinlich eine funktionslose Trichogyne, da sie später degeneriert. Die Ascogone gehen aus gewöhnlichen Hyphen hervor und ihre Zellen sind mehrkernig (Fitzpatrick 1918). Schließlich treten in den Querwänden des Ascogons Poren zutage und die einzelnen Zellen treten in Verbindung. Die Kerne der mehr grund- und endständigen Zellen scheinen in die mittleren Ascogonzzellen zu wandern und aus diesen Zellen entspringen die ascogenen Hyphen.

In der Familie der *Geoglossaceae* entspringen die Ascogone nicht direkt aus den vegetativen Hyphen, wie es bei *Rhizina* der Fall ist, sondern aus einem Hyphenknäuel, der sich durch seine starke Färbbarkeit besonders von den anderen Hyphen abhebt. Sie werden als generative Hyphen, auch Primordial-Hyphen bezeichnet. Bei *Spathularia velutipes* Cke. et Farl. treten die Primordialhyphen erst in Erscheinung, wenn die Fruchtkörper schon ziemlich groß geworden sind (Duff 1920). Sie wachsen zu Ascogonen aus, die trichogynlos sind (Fig. 118 B). In den Ascogonellen paaren sich die Kerne und es entsprossen den Zellen die ascogenen Hyphen. *Cudonia lutea* Sacc. hat noch Trichogynen und die Ascogonanlage ist noch nicht so verspätet. Auch hier findet autogame Kernpaarung in den Ascogonellen statt.

In der Familie der *Helvellaceae* gehen die ascogenen Hyphen aus vegetativen Hyphen des Hypotheciums hervor (*Helvella elastică*; McCubbin 1910). Bei *Helvella crispa* Fr. entspringen die ascogenen Hyphen ebenfalls aus den Hyphen des Hypotheciums. Carruthers (1911) beobachtete Kopulationen zwischen den Hypotheciumhyphen, so daß offensichtlich Somatogamie vorliegt. Nicht nur in den ascogenen Hyphen, sondern auch in den Hypotheciumhyphen soll dabei Kernverschmelzung stattfinden und dementsprechend im Ascus doppelte Reduktion erfolgen. Die Asci entwickeln sich unter Hakenbildung.

Am besten bekannt sind die Befruchtungsverhältnisse bei der Gattung *Morchella* (Greis 1940). Bei *Morchella conica* Pers. findet sowohl im Stielgewebe als im Hypothecium und Subhymenium Kopulation zwischen gewöhnlichen Hyphen statt. Die Zellen der Hyphen sind mehrkernig, aber nur ein Kern tritt in die andere Hyphe über (Fig. 119 3—4). Das Kopulationskernpaar teilt sich nunmehr wiederholte Male synchron und die Verschmelzungszelle wächst zur ascogenen Hyphe aus. Solche Kopulationen finden zahlreich im Gewebe der Fruchtkörper statt, und es entsteht jedesmal eine ascogene Hyphe. Irgendwelche morphologische Verschiedenheit der verschmelzenden Hyphen ist nicht erkennbar, so daß reine Somatogamie stattfindet. Das erste Kernpaar liegt in der Regel in der Verschmelzungsstelle. Diese kann sich durch eine Wand nach rückwärts abgrenzen. Weder in den Verschmelzungsstellen noch in den ascogenen Hyphen findet eine Kernverschmelzung statt, sondern nur eine im jungen Ascus. Die Asci entstehen ohne Hakenbildung.

*Morchella esculenta* L. zeigt im wesentlichen die gleichen Befruchtungsvorgänge wie die vorige Art (Fig. 119 1—2). Auch hier sind die Hyphenzellen mehrkernig. Wenn zwei Zellen von vegetativen Hyphen miteinander verschmelzen, so tritt aus jeder Hyphe nur ein Kern in die Verschmelzungsstelle über und diese grenzt sich durch eine Wand von den rückwärtigen Hyphen ab. In der Verschmelzungsstelle teilen sich die beiden Kerne synchron und die Verschmelzungsstelle wächst zur ascogenen Hyphe aus. Bei dieser Art kann eine Hyphenkopulation sehr spät erfolgen, nämlich im Bereich des Hymeniums, und die ascogenen Hyphen sind dann nur kurz, oft nur ein oder zwei Zellängen lang. Sowohl bei *M. conica* wie bei *M. esculenta* entstammen die beiden Kopulationskerne stets verschiedenen Hyphen. Anders verhält sich *M. elata* Pers.

Bei *Morchella elata* findet ausschließlich Autogamie im strengen Sinne statt. Die Kerne einer mehrkernigen Hyphenzelle im Hypothecium und im Subhymenium paaren sich untereinander ohne jeden äußerlich sichtbaren Grund. Die Zellen, in denen Kernpaarung auftritt, können Endzellen oder interkalare Zellen einer Hyphe sein. Sind sie Endzellen, so wächst die betreffende Zelle unter synchroner Kernteilung zu einer ascogenen Hyphe aus, die zunächst viele Paarkerne enthält, später durch verstärkte Querwandbildung immer weniger Paare und schließlich nur noch ein Kernpaar. Diese Herabsetzung der Kernpaarzahl durch verstärkte Querwandbildung findet sich bei allen drei genannten Arten. Ist die Paarungszelle interkalär gelegen, so wächst sie seitlich zu einer ascogenen Hyphe aus, die zum Hymenium vordringt und ohne Haken einen Ascus bildet (wie auch die beiden anderen Arten). Bis zu ihrem Vordringen ins Hymenium können sich die ascogenen Hyphen (primäre) wiederholte Male zu sekundären ascogenen Hyphen verzweigen. Unmittelbar nach der Verschmelzung zweier Hyphen bzw. nach der autogamen Kernpaarung in einer Zelle wachsen die ascogenen Hyphen vielfach ohne Querwandbildung weiter und weisen daher zahlreiche Kern-

paare auf. Später wird dann in der Regel die Querwandbildung nachgeholt. Während bei den beiden Arten *M. conica* und *M. esculenta* die Kernpaare einer ascogenen Hyphe immer auf ein Kernpaar zurückgehen, stammen die Kernpaare bei *M. elata* von vielen sich zu Paaren anordnenden Kernen einer Zelle ab. Bei dieser Art können in verschiedenen Zellen einer Hyphe Kernpaarungen eintreten und dazwischen oft Zellen mit ungepaarten Kernen liegen. In diesen Fällen wächst jede Zelle, in der Kernpaarung eingetreten ist, zu einer ascogenen Hyphe aus, die sich ihrerseits wiederholte Male verzweigen kann.

## 12. Die Tuberales.

Unter den *Tuberales* sind die Sexualvorgänge bei *Tuber aestivum* Vitt. und *T. brumale* Vitt. bekanntgeworden (Greis 1938, 1939). Bei den beiden Arten erfolgt die Befruchtung zwischen zwei beliebigen Hyphen der jungen Fruchtkörper (Somatogamie). Die Zellen sind einkernig, nur in seltenen Fällen besitzen sie mehrere Kerne, die dann aber nie zu Paaren zusammenliegen. Bei der Befruchtung treten zwei Zellen verschiedener Hyphen in Verbindung und der Kern aus der Zelle der einen Hyphe wandert in eine Zelle einer anderen Hyphe (Fig. 120). Fast durchwegs verschmelzen die Endzellen von Hyphen. Die Verschmelzungszelle wächst zu einer sehr langen ascogenen Hyphe aus,

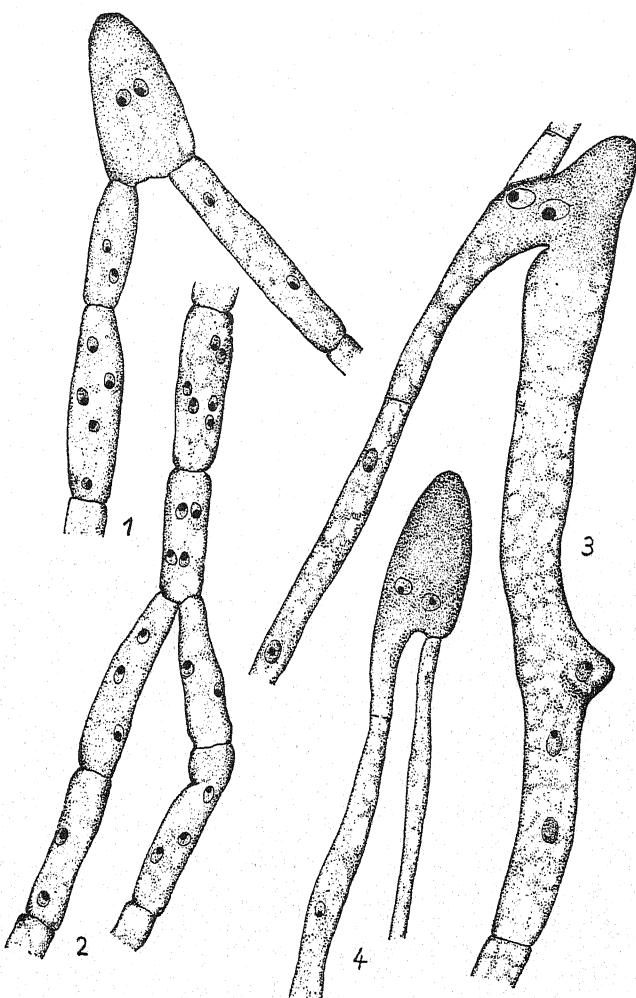


Fig. 119. 1—2 *Morchella esculenta* L. 1 Somatogene Kopulation zweier Hyphen. 2 Auswachsen der Kopulationszelle zu einer primären ascogenen Hyphe. 3—4 *Morchella conica* Pers. Somatogene Hyphenkopulation. (Nach Greis.)

die zunächst viele Kernpaare besitzt. Erst später treten in der primären ascogenen Hyphe Querwände auf. Fast an allen Querwänden sind Haken bzw. Schnallen zu sehen. Die Bildung der Schnallen ist eine verschiedene, je nachdem sie an der Spitze der fortwachsenden ascogenen Hyphe oder weiter hinten erst nachträglich entstehen. Im ersten Falle ist die Entstehung die gleiche, wie die der Haken der *Ascomycetes*. Das Ende krümmt sich hakenförmig um, die Spitze tritt mit der Hakenbasis in Verbindung und der Hakenbogen grenzt sich von der Basis und der Spitze durch je eine

Wand ab. Der Spitzenzellkern wandert in die Basis zurück, indem die Wand an der Berührungsstelle zwischen Basal- und Spitzenzelle aufgelöst wird. Die Spitzenzelle streckt sich und es wiederholt sich das gleiche Schauspiel. Werden die „Haken“ jedoch weiter hinten, interkalar gebildet, wie dies der Fall ist, wenn sich die querwandlose primäre ascogene Hyphe in einzelne Zellen zergliedert, so entsteht zunächst ein kleiner Auswuchs, der sich henkelförmig nach rückwärts (entgegen der Wachstumsrichtung der Hyphe) wendet. Nunmehr wird der Henkel durch eine Wand von der Hyphe abgegrenzt, ebenso tritt eine Wand an der Henkelbasis innerhalb der Hyphe auf. Dann tritt der Henkel mit der Mutterhyphe wieder in Verbindung, die Zellwände lösen sich an der Berührungsstelle auf und der Henkelzellkern wandert in die Basalzelle zurück. Die Kernteilungen verlaufen wie in den Schnallen der *Basidiomycetes*, so daß hier echte Schnallen vorliegen. *Tuber* besitzt daher sowohl Haken, wie Schnallen.

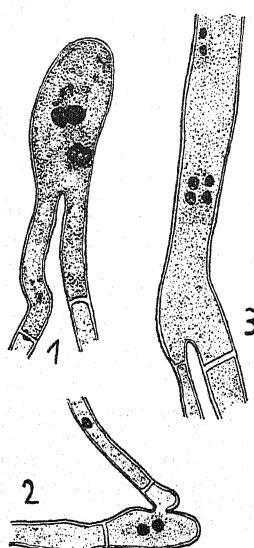


Fig. 120. 1 *Tuber brumale* var. *melanosporum* Vitt. Somatogame Hyphenkopulation. 2–3 *Tuber aestivum* Fr. 2 somatogame Hyphenkopulation, 3 Auswachsen der Kopulationszelle zu einer primären ascogenen Hyphe. (Nach Greis.)

irgendwie zu binden, seien die Befruchtungsverhältnisse geschildert. Es wird sich dabei zeigen, daß auch eine Auffassung der *Laboulbeniales* als *Ascomycetes* möglich ist. Mit diesen stimmen sie durch den Besitz eines Ascus überein; auch das Karpogon kann ohne weiteres als Ascogon bezeichnet werden. Trotz der großen Zahl der untersuchten Arten wissen wir immer noch sehr wenig über die Sexualverhältnisse und nur für einige parthenogenetische Formen ist die Weiterentwicklung des Ascogons näher bekannt, während bei den diözischen Formen noch wenig bekannt ist. Wir können uns daher auf einige wenige Formen beschränken und nur die Grundtatsachen ins Auge fassen.

Die Morphologie der Geschlechtsorgane ist eine sehr einförmige und zeigt fast in allen Fällen folgenden Grundplan (Fig. 121). Die weiblichen Organe entstehen in keulen- oder flaschenförmigen Perithecien als gerade, mehrzellige Ascogone (auch Archikarpe genannt). Sie besitzen am Scheitel eine Trichogyne, die aus dem Perithecium herausragt. Als männliche Zellen dienen Konidien, die entweder in flaschenförmigen Behältern, die auch als „Antheridien“ bezeichnet werden, gebildet oder die exogen abgeschnürt werden. Exogen abgeschnürt werden die Konidien (vielfach als Spermatien bezeichnet) in der

#### Anhang: Die Laboulbeniales.

Am Schlusse der *Ascomycetes* seien die Sexualverhältnisse der *Laboulbeniales* besprochen. Es zeigen sich nicht nur viele Parallelen mit den *Pyrenomycetes* — nach manchen Autoren handelt es sich um rückgebildete *Pyrenomycetes* —, sondern gerade in den Sexualverhältnissen zeigen sich ebenso Anklänge an die *Florideae*. Ohne uns zunächst systematisch

zu binden, seien die Befruchtungsverhältnisse geschildert.

Gattung *Ceratomyces* Thaxt.; endogene Konidienbildung besitzt die Gattung *Laboulbenia*. In anderen Fällen können die konidienbildenden Organe zu Fruchtständen zusammentreten und sie entleeren dann durch eine gemeinsame Öffnung die Konidien, so bei *Enarthromyces*; solche zusammengesetzte Konidienbildner werden auch als zusammengesetzte Antheridien bezeichnet. Die Konidien oder die „Spermatien“ setzen sich an den Trichogynen fest und vollziehen wahrscheinlich die Befruchtung. Bald

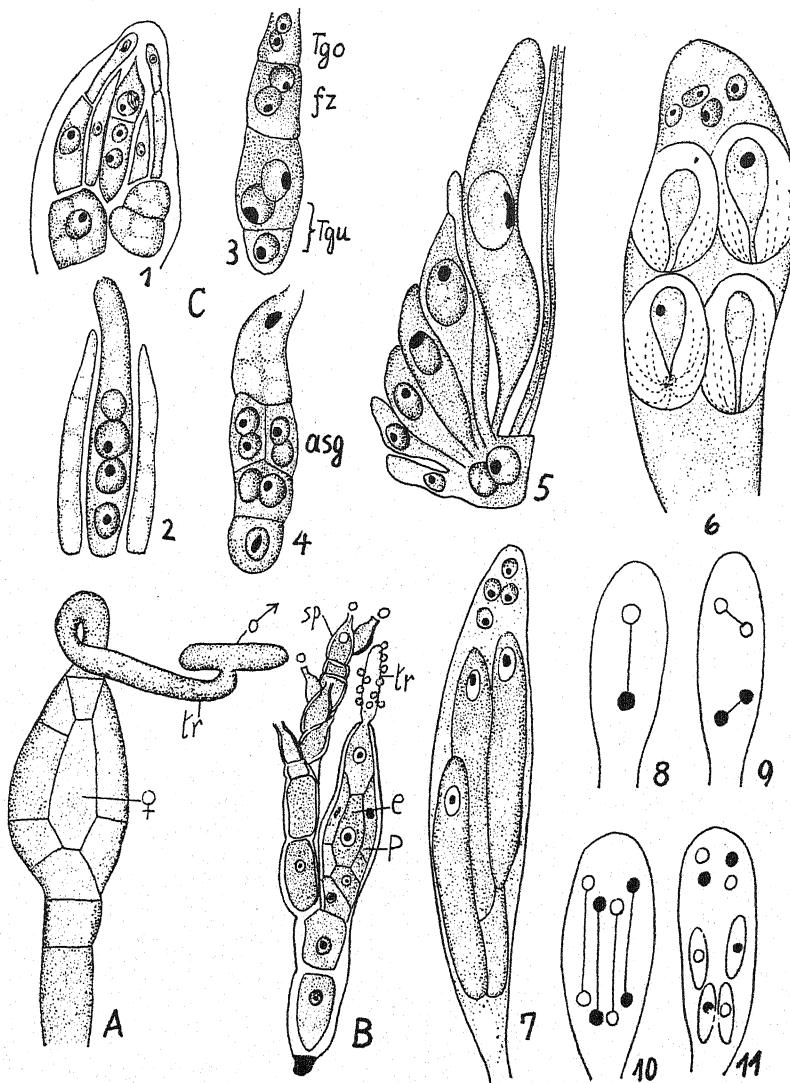


Fig. 121. *A* *Zodiomyces vorticellarius* Thaxt. Mit der Trichogyne (*tr*) hat ein „Spermation“ kopuliert. *B* *Stigmatozymes Baeri* Thaxt. sp *Spermogonien*, *P* *Perithecium* mit Elapparat (*e*) und Trichogyne (*tr*), an der sich Spermatien festgesetzt haben. *C* *Laboulbenia Gyrinidarum* Thaxt. 1 Kernteilung in der Trichophorzelle, in der karpogenen Zelle zwei Kerne; 2 Zellverschmelzung ist abgelaufen; 3 Weiterentwicklung des Elapparates, *Tgu* untere, *Tgo* obere Tragzelle, *fz* fertile Zelle; 4 ascogene Zelle (*ascg*) längsgeteilt; 5 Ascusbüschel aus der ascogenen Zelle hervorgesproßt; 6 Bildung von vier Ascosporen und vier degenerierende Kerne; 7-11 schematische Darstellung der Ascosporenbildung. (*A, B* nach Thaxter, *C 1-6* nach Faull, *7-11* nach Kniep.)

nachdem sich die Konidien an den Trichogynen festgesetzt haben, gehen letztere zu grunde. Die Kernwanderung wurde aber nicht mit Sicherheit beobachtet.

Die Weiterentwicklung des Ascogons wollen wir an einer parthenogenetischen Form betrachten, die in den Einzelheiten gut untersucht ist, bei *Laboulbenia Gyrinidarum* Thaxt. (Faull 1912). Aus den Perithecien ragen die verzweigten Trichogynen hervor. Im Perithecium sind in den ersten Entwicklungsstadien zwei Zellen mit je einem Kern zu sehen, die untere wird als karpogene Zelle, die obere als trichophore Zelle bezeichnet (Fig. 121 C). Bald findet in den beiden Zellen je eine Kernteilung statt und die Wand, die die beiden Zellen voneinander trennt, wird aufgelöst, so daß eine lange, vierkernige Zelle vorhanden ist. Der obere und der untere Kern werden nunmehr von den beiden mittleren durch je eine Wand abgegrenzt. Die mittlere Zelle ist zweikernig. Der eine der beiden Kerne stammt aus der ehemaligen trichophoren, der andere aus der ehemaligen karpogenen Zelle. Die beiden Kerne teilen sich synchron und die beiden Tochterkernpaare werden ihrerseits durch eine Querwand voneinander getrennt. Von den so entstandenen zwei Zellen mit je einem Kernpaar wird die untere nochmals quergeteilt, und von den so neuerdings entstandenen Zellen wird die untere zu einer Tragzelle, während die obere allein fertil wird. Sie teilt sich längs und jede der durch Längsteilung entstandenen Zellen schreitet zur Ascusbildung, sie stellen also ascogene Zellen dar. Bei der Ascusbildung teilt sich ihr Kernpaar synchron und das eine Tochterkernpaar wandert in den Ascus hinaus, während das andere in der ascogenen Zelle zurückbleibt. Im Ascus findet Kernverschmelzung statt. Die oben genannte Verschmelzung der ehemaligen Trichophorzelle und der karpogenen Zelle stellt höchstwahrscheinlich die parthenogame Zellverschmelzung dar.

Bemerkenswert ist die Ascosporenbildung, die ebenfalls bei *Laboulbenia Gyrinidarum* geschildert sei. Im Ascus finden hier drei Teilungsschritte statt und es entstehen acht Kerne, von denen aber nur vier sich an der Sporenbildung beteiligen. Der Zygontenkern teilt sich zunächst in zwei Kerne, wovon der eine basal, der andere apikal zu liegen kommt. Die beiden Kerne teilen sich nun wieder und es entstehen vier Kerne, von denen zwei am Scheitel des Ascus, zwei an der Basis liegen. Nunmehr erfolgt die dritte Teilung und die entstehenden Kerne verteilen sich so, daß von den unteren vier Kernen zwei an der Basis liegen bleiben, zwei nach oben wandern. Von den vier oberen Kernen bleiben zwei am Ascusscheitel liegen und zwei wandern nach unten. Es liegen nunmehr vier Kerne oben, vier unten. Die oberen gehen zugrunde, die unteren umgeben sich mit Plasma und werden zu Sporen. Zwei Sporen stellen somit das eine, zwei das andere Geschlecht dar, vorausgesetzt, daß die bei *Laboulbenia Gyrinidarum* beobachteten Kernteilungsmodi — *L. Gyrinid.* ist parthenogam! — auch für die diözischen Arten zutreffen. Diese geschilderte Sporenbildung ist dann nötig, wenn die Reduktion, wie stillschweigend angenommen, im ersten Teilungsschritt des Zygontenkerns stattfindet. Findet sie aber im zweiten Teilungsschritt statt, so gestaltet sich die Sporenbildung wesentlich einfacher. In diesem Falle gehen aus der ersten Teilung ohne Reduktion zwei Kerne hervor, die noch gemischtsgeschlechtig sind. Nunmehr folgt die zweite Teilung und damit die Reduktionsteilung, anschließend die dritte, homoiotypische, Teilung. Auch in diesem Falle entstehen acht Kerne, vier oben und vier unten. Da die Reduktion im zweiten Teilungsschritt stattgefunden hat, so sind je zwei der oberen und unteren Kerne männlich und je zwei weiblich. Die vier oberen Kerne gehen zu grunde, die unteren werden zu den Sporenkernen der vier Sporen.

Die vier Sporen haften zu je zweien aneinander. Bei den diözischen Arten geht aus der einen der beiden Sporen eine männliche, aus der anderen eine weibliche Pflanze hervor. Die männliche und die weibliche Pflanze sind in der Gattung *Dimeromyces* gleichgestaltet, ebenso wie die beiden paarig angeordneten Sporen. In der Gattung *Dioicomyces* sind jedoch die beiden zusammenhaftenden Ascosporen verschieden groß (Heterosporie). Die männlichen Sporen sind kleiner als die weiblichen. Ob dabei genotypisch bedingte Diözie vorliegt, ist nicht bewiesen. Die aus der „weiblichen“, größeren, Spore hervorgehenden Individuen sind größer als die aus den „männlichen“ und kleineren Sporen hervorgehenden Männchen. Letztere stellen Kümmерformen dar und entwickeln nur Antheridien, so *Dioicomyces spinigerus*. Das Weibchen ist dagegen kräftig entwickelt und stellt ein Perithecium dar, mit dem komplizierten Aufbau,

der für die Peritheien der *Laboulbeniales* charakteristisch ist. Bei wieder anderen Formen wird die kleinere Spore ebenfalls zu einem Kümmermännchen, das nur Antheridien trägt, während das kräftige „Weibchen“ nicht nur die Ascogone, sondern auch Antheridien entwickelt (daher monözisch sein muß). In diesem Falle spricht man von Androdiözie. Der Fall ist bei *Stigmatomyces Sarcophagae* Thaxt. verwirklicht (Thaxter 1908). Bei der monözischen *Laboulbenia inflata* Thaxt. sind die beiden Individuen ebenfalls gepaart und das eine davon entwickelt sich kräftig, während das andere atrophiert. Die kompliziert verlaufende Individualentwicklung der *Laboulbeniales* werden wir bei der Schilderung der Fruchtkörper kennenlernen.

Rückschauend auf die Sexualität der *Ascomycetes* stellen wir fest, daß die Grundform der Befruchtung die Gametangiogamie ist. Sie kann isogam oder anisogam vor sich gehen. Im Falle der Anisogamie unterscheiden wir in den ursprünglichen Fällen zwischen einem Ascogon und einem Antheridium. Die Ascogone können ein- oder mehrzellig sein. Im letzteren Falle beteiligen sich nur eine oder mehrere oder alle Zellen an der Bildung der ascogenen Hyphen. Die einzelnen Ascogonzellen sind einkernig oder mehrkernig. Bald wird die Ascogon-Antheridienbefruchtung verwischt und das Antheridium fällt als erstes der Rückbildung anheim. An seiner Stelle übernehmen die Befruchtung gewöhnliche Mycelhyphen, Konidien oder im extremsten Falle irgendwelche Zellen des Ascogons selbst. Aus der Antheridienbefruchtung ist eine pseudogame Befruchtung geworden. Übernimmt eine Zelle des vielzelligen Ascogons die Befruchtung der eigentlichen Ascogon-Zelle, so sprechen wir von Parthenogamie. Es kann dabei in eine einkernige Ascogon-Zelle ein Kern überreten, oder in eine vielkernige Ascogon-Zelle können mehrere Kerne überreten. Schließlich fällt jedwede Zytogamie weg und die Kerne einer Ascogon-Zelle paaren sich untereinander ohne jeden äußeren sichtbaren Anlaß. Dies bezeichnen wir als Autogamie im strengen Sinne.

Aber nicht nur das Antheridium wird durch allerlei Ersatzorgane ersetzt, sondern auch das Ascogon erleidet allmählich eine Rückbildung. Es bildet dann zwar noch den Ausgangspunkt für die Fruchtkörperbildung, aber es beteiligt sich nicht mehr am Kernübertritt, an der Zytogamie. Irgendwelche Zellen kopulieren miteinander und die übergetretenen Kerne durchwandern die Hyphen, bis sie ins Ascogon gelangen. In wieder anderen Fällen verschwindet das Ascogon ganz, oder es kann noch vorhanden sein, leitet dann aber auch nicht mehr die Fruchtkörperbildung ein. Diese entstehen vielmehr auf irgendwelchen Hyphenanastomosen. Endlich findet überhaupt nur mehr die Kopulation zwischen rein vegetativen Hyphen statt, nachdem die Fruchtkörper schon gebildet sind. Die Geschlechtsvorgänge lösen nicht mehr die Fruchtkörperbildung aus, sondern auf den Fruchtkörpern finden die Geschlechtsvorgänge statt. In noch anderen Fällen treten auch keine irgendwie erfolgten Kernpaarungen mehr auf und die betreffenden Pilze entwickeln sich parthenogenetisch, in der Haplophase. Während sonst trotz der Labilität der Zytogamie die Karyogamie im Ascus immer noch stattfindet, ist sie in diesen Fällen auch in Wegfall gekommen, und jede Sexualität ist erloschen.

Neu trat uns bei den *Euscomycetes* die Dikaryophase entgegen, als Folge der Tendenz, die Zytogamie und Karyogamie zu trennen, deren Ursache uns immer noch unbekannt ist. Während die Dikaryophase bei den primitiven Formen noch sehr wenig ausgeprägt ist, erreicht sie bei den abgeleiteten Formen größere Mächtigkeit, ohne daß aber darin eine grundsätzliche Richtung zu erkennen wäre. Einige der höchstherrschenden Formen — hinsichtlich der Fruchtkörperbildung — zeigen wieder eine wenig umfangreiche Dikaryophase, die oft nur eine oder zwei Zellängen betragen kann (*Morchella*). Bei den *Ascomycetes* überwiegt stets die Haplophase, im Gegensatz zu den *Basidiomycetes*, die eine sehr ausgedehnte Dikaryophase besitzen.

Als ungewöhnlich konstantes Gebilde tritt uns der Ascus entgegen. In ihm findet nicht nur die Kernverschmelzung, sondern auch die Reduktionsteilung und die Sporenbildung statt. Der Ascus ist daher Zeugite und Gonotokont bei allen *Ascomycetes*. Die Diplophase ist stets nur sehr kurz und findet im Ascus ihren Beginn und ihr Ende. Die diözischen Formen sind bei den *Ascomycetes* zugunsten der monözischen in den Hintergrund getreten. Bemerkenswert sind die vielen Ansätze zu einer somatogamen

Befruchtung, jener Befruchtungsform, die bei den *Basidiomycetes*, wenn überhaupt eine Zytogamie vorkommt, ausschließlich vorhanden ist.

Als eine charakteristische Bildung tritt uns bei den *Ascomycetes* der Haken entgegen mit seinem eigentümlichen Kernteilungsmodus. Nicht alle *Ascomycetes* besitzen Haken, sondern nur ein Teil. Die Haken haben in den Pilzgruppen, die als mutmaßliche Stammformen in Frage kommen könnten, keine Vorläufer, wohl aber werden sie in den Schnallen der *Basidiomycetes* fortgeführt. Aber auch bei den Schnallen machen wir die gleiche Beobachtung, daß nämlich lange nicht alle *Basidiomycetes* Schnallen aufweisen, sondern nur ein Teil derselben. Auf Grund zahlreicher Untersuchungen ist nachgewiesen, daß Haken und Schnallen homologe Bildungen sind. Beide sind morphologisch gleich, beide weisen das gleiche Kerngeschehen auf. Während man bisher annahm, daß sich die beiden Gebilde dadurch unterscheiden, daß die Haken nur am Grunde der Ascii vorkommen, während die Schnallen außer am Basidiengrunde auch noch an den dikaryotischen Hyphen sich finden, zeigte sich in den letzten Jahren, daß auch die Haken an den ascogenen Hyphen vorkommen und eine große Ausdehnung erreichen können (Greis 1938, 1939). Ferner sah man darin eine Kluft zwischen beiden Bildungen, daß der Entstehungsmodus der Haken und Schnallen sich unterscheide. Bekanntlich entstehen die Haken in der Weise, daß sich das Ende einer ascogenen Hyphe hakenförmig umbiegt und mit der Ansatzstelle verschmilzt. Die Schnalle entsteht dagegen dadurch, daß an einer Hyphe seitlich ein henkelförmiger Auswuchs gebildet wird, der sich nach rückwärts richtet und dann mit der Ursprungshyphе wieder verschmilzt. Der Hakenbogen ist daher eine apikale Bildung der ascogenen Hyphe, der Schnallenhenkel dagegen eine laterale. In diesem Unterschied sah man eine Schwierigkeit für die Homologisierung der beiden Gebilde. Aber es zeigte sich in den letzten Jahren (Greis 1938), daß auch bei den Haken der *Ascomycetes* eine gleiche Entstehung wie bei den Schnallen vorkommen kann. So entstehen an den ascogenen Hyphen der Arten *Tuber aestivum* und *T. brumale* sowohl an den Enden Haken, in dem sich das Ende der ascogenen Hyphen hakenförmig umkrümmt, als auch interkalar, indem aus einer ascogenen Hyphe ein Henkel herauswächst, der dann wieder mit seiner Mutterhyphе verschmilzt. Hier verläuft die Hakenbildung in der gleichen Weise wie die Schnallenbildung. An ein und demselben Pilz kommen daher Haken und Schnallen zugleich vor, so daß auch in der Bildungsweise der Haken und Schnallen kein Unterschied von Bedeutung mehr zu verzeichnen ist.

## Die Basidiomycetes.

Das Bild der Geschlechtsvorgänge bei den *Basidiomycetes* ist im Gegensatz zu den bisher behandelten Pilzen als einformig zu bezeichnen, was die Zyt- und Karyogamie anbelangt, dagegen hinsichtlich der Geschlechterverteilung und -Trennung sehr mannigfaltig. Das äußere Bild der Sexualität ist das der Somatogamie, die uns bei einigen *Ascomycetes* schon entgegengetreten ist. Zwei Hyphen von zwei haploiden, genotypisch getrenntgeschlechtigen Mycelien verschmelzen miteinander und der Kern der einen Hyphе oder Hyphenzelle wandert in die andere über. Dabei kann der Kern der Hyphе A in die Hyphе B oder der Kern der Hyphе B in die Hyphе A überwandern, d. h. es findet isogame Somatogamie, Zellverschmelzung zwischen zwei morphologisch gleichen Partnern statt. In einigen Fällen hat es den Anschein, als ob eine leichte Anisogamie zu verzeichnen wäre; bei anderen Fällen tritt eine physiologische Verschiedenheit der beiden Kopulationspartner zutage, indem das eine Mycel schwächer entwickelt ist und in das andere, stärker entwickelte Mycel die Kerne abgibt, nicht aber umgekehrt (*Solenia anomala*). In diesen Fällen sind wir berechtigt, von männlichen und weiblichen Mycelien zu sprechen. Getrenntgeschlechtigkeit ist bei den *Basidiomycetes* weit verbreitet, daneben kommt aber auch häufig Monözie vor. Im letzten Falle fehlt jede Zytogamie, und die Dikaryophase nimmt ihren Ursprung entweder sofort in der reifen Basidiospore (*Hypochnus terrestris*, *Nidulariopsis melanocarpa*) oder erst etwas später im Verlaufe des Mycelwachstums (die meisten monözischen *Basidiomycetes*). Neben Diplo-Haplobionten finden sich bei den *Basidiomycetes* daher auch — wenn auch in beschränkter Zahl — reine Dikaryonten.

Neben der reinen Form der Somatogamie, der Verschmelzung zweier vegetativer Hyphen, die einander gleichwertig sind, kommt noch eine Abart der Somatogamie vor, nämlich Konidienbefruchtung. Bei *Puccinia Helianthi* und *P. graminis*, die genotypisch getrenntgeschlechtig sind, bildet jedes Mycel Pycnidien mit Pycnidiosporen aus (vielfach als Spermogonien bzw. Spermatien bezeichnet). In den Pycnidien treten neben den Periphysen noch dünne Hyphen auf, die sich verzweigen und unseptiert sind, als „flexuous hyphae“ oder „receptive Hyphen“ bezeichnet (Craigie 1927; Buller 1938). Diese Hyphen wachsen durch den Pycnidienhals ins Freie und kopulieren mit Pycnidiosporen, die von Pycnidien des entgegengesetzten Geschlechts stammen. Man hat diese auffallenden Verhältnisse schon als Spermatiembefruchtung betrachtet und Beziehungen zu den Rotalgen gesucht. Die gewundenen Hyphen wären danach Trichogynen von „Eizellen“ und die Pycnidiosporen die männlichen Zellen, die „Spermatien“. In diesem Falle müßte man jedoch annehmen, daß die beiden Pilze nicht genotypische Diözisten, sondern Miktohaplonten seien, die in sich selbststeril sind. Viel einfacher ist aber die Auffassung (wie sie auch Gäumann vertritt), daß die Pycnidiosporen keine Spermatien, sondern Endokonidien sind, ähnlich denen von *Bombardia* u. a. *Ascomyces*. Schließt man sich dieser Auffassung an, wie dies auch hier geschehen ist, so liegt reine Diözie vor und die Pycnidiosporen sind weiter nichts als Nebenfruchtformen. Konidien kommen auch bei einigen *Coprinus*-Arten vor, die hier aber nicht in Behältern, sondern frei an Hyphen abgegliedert werden. Diese Konidien können zu Mycelien heranwachsen und mit einem anderen Mycel von entgegengesetztem Geschlecht kopulieren. Es wurde vielfach der Einwand gemacht, daß es sich bei manchen Pycnidiosporen um Spermatien handeln müsse, da sie nicht keimen. Dies ist aber kein entscheidendes Argument, da sich zeigte, daß viele der Pycnidiosporen, die früher nicht zum Keimen gebracht werden konnten, heute zum Keimen zu bringen sind. Da die Pycnidiosporen Konidien, also eine Nebenfruchtform sind, so liegt nur eine Abwandlung der Somatogamie vor.

Die Somatogamie kann endlich noch eine dritte Abwandlung erfahren, wie sie bei den *Ustilagineae* verwirklicht ist. Hier keimen die Brandsporen mit einer Basidie, die vierzellig ist und an jeder Zelle Basidiosporen (Sporidien) abschnürt. Die Basidiosporen können bei vielen Arten sich hefearmäßig vermehren. Bei manchen Arten kommt es schon zu einer Kopulation zwischen zwei Zellen der vierzelligen Basidie und die Verschmelzungszellen wachsen zu einem dikaryotischen Mycel aus. In anderen Fällen aber verschmelzen zwei Sporidien miteinander, also nicht zwei Mycelhyphen. Diese Sporidienkopulation ist ein Spezialfall der Somatogamie.

Während bei den *Ascomyces* die Haplophase überwiegt, überwiegt bei den *Basidiomycetes* die Dikaryophase. Bei vielen *Basidiomycetes* unterscheiden sich die haploiden und die dikaryotischen Mycelien dadurch, daß letztere Schnallen besitzen (s. diese), während sie bei ersteren fehlen. Nur in einigen Fällen, die aber noch näher untersucht werden müssen, können auch am haploiden Mycel Schnallen auftreten. Es gibt aber auch viele *Basidiomycetes*, bei denen das dikaryotische Mycel ebenfalls keine Schnallen aufweist. Die Schnallen spielen in der Sexualtheorie der *Basidiomycetes* eine große Rolle. So wird der Ablauf der Sexualreaktionen dadurch festgestellt, daß nach der Kombination zweier geschlechtlich entgegengesetzter haploider Mycelien Schnallen auftreten. Nach diesem Merkmal werden dann die einzelnen Mycelien der einen oder anderen Geschlechtsgruppe zugeordnet. Ob dies aber zulässig ist, muß als zumindest sehr fraglich bezeichnet werden. In vielen Fällen mag dies angängig sein. Man muß sich aber stets im Klaren sein, daß das sichere Kriterium eines stattgefundenen Geschlechtsaktes nur die Fruchtkörper- und Sporenbildung ist. Es kann in vielen Fällen nämlich zwar zu einer Kopulation zwischen zwei Mycelien und damit zur Schnallenbildung kommen (wenn es sich um einen schnallenbildenden Pilz handelt), obwohl die beiden kopulierenden Mycelien dem gleichen Geschlecht angehören, wie z. B. die Durchbrechungskopulationen zeigen. Solche Verbindungen sind dann aber in den meisten Fällen nicht in der Lage, reife Fruchtkörper zu ergeben (außer bei einigen wenigen Fällen relativer Sexualität). Es muß daher mit der Zeit eine Selbstverständlichkeit werden, daß man sich bei der Feststellung der Sexualität der *Basidiomycetes* nicht mit dem Auftreten oder Nichtauftreten der Schnallen begnügen, sondern

Fruchtkörper zu erhalten sucht und dann mindestens noch eine Nachkommenschaft auf ihr sexuelles Verhalten prüft. Dies muß von einer einwandfreien Arbeit gefordert werden. Nur so werden sich viele Fälle, die uns bis heute unerklärlich sind, klären lassen. Es ist in manchen Fällen freilich schwierig, Fruchtkörper zu erhalten, aber in vielen Fällen läßt sich dies durch Überimpfen sowohl haploider wie kombinierter Mycelien auf natürliches Substrat erreichen. Gelingt es nicht, so muß man mit den Schlüssen aus den Befunden sehr zurückhaltend sein.

Die Diplophase der *Basidiomycetes* ist in allen Fällen nur sehr kurz und beschränkt sich auf die Basidien. In einigen Fällen wurde auch haploid-parthenogenetische Entwicklung bekannt. Der Pilz durchläuft in diesen Fällen seine ganze Entwicklung von der Spore bis zur Spore in der Haplophase. Bei einigen Fällen wurde bisher eine Fruchtkörperbildung überhaupt noch nicht oder nur sehr selten beobachtet und man spricht in solchen Fällen von „Sterilen Mycelien“. In einigen Fällen hat sich aber die Zugehörigkeit solcher „Steriler Mycelien“ zu bestimmten Fruchtkörperperformen erweisen lassen, so z. B. gehört das sterile Mycel von *Rhizoctonia Solani* Kühn zu *Corticium vagum* B. et Br. Mit Ausnahme einiger Formen, die ihre Entwicklung anomalerweise ganz in der Haplophase durchlaufen können, während andere Individuen der gleichen Art normale Entwicklung aufweisen, finden sich unter den *Basidiomycetes* keine asexuellen Formen, die durchwegs ohne jeden Befruchtungsvorgang ihren Lebenszyklus durchlaufen. Auch die bisher immer noch als „Sterile Mycelien“ bekannten Formen werden sich mit der Zeit irgendeiner sexuellen Form zuweisen lassen.

Antithetischer Generationswechsel kommt bei den *Basidiomycetes* nicht vor. Bei den *Uredinales* finden wir zwar einen physiologischen Generationswechsel, insofern z. B. die Pycnidien und Aecidien, wie das bei *Puccinia graminis* der Fall ist, auf einer bestimmten Wirtspflanze vorkommen (Berberitz), während die Uredo und Teleutolager auf anderen Wirtspflanzen leben (Getreide). Hinsichtlich eines antithetischen Generationswechsels der *Uredinales* dürfte aber eine Ausführung Knieps das Richtige treffen (1928): „Man kann im Zweifel sein, ob man dem Aecidium und dem Promycel den Charakter einer Generation zuerkennen soll. Für das Promycel möchte ich das jedenfalls nicht tun, da man dann schließlich auch die Basidien der Autobasidiomyceten und die Ascii als eigene Generation auffassen müßte. Das Freiwerden der Teleutosporen, das man zugunsten einer selbständigen Promycelgeneration anführen könnte, findet sich ja nur bei einem Teil der Rostpilze.“

## I. Die Hemibasidiomycetes.

### 1. Die Uredinales.

Die *Uredinales* zeichnen sich durch zwei Merkmale vor den anderen Pilzen besonders aus, einmal durch die Mannigfaltigkeit ihrer Fruktifikationsorgane und zum anderen Male vielfach durch ihren Wirtswechsel. Bei einem Rostpilz, der alle möglichen Fruktifikationsorgane besitzt, lassen sich fünf verschiedene solche Organe und Sporen unterscheiden:

Organe	Sporen
Pycnidien („Spermogonien“)	Pycnidiosporen („Spermatien“)
Aecidien	Aecidiosporen
Uredolager	Uredosporen
Teleutolager	Teleutosporen
Basidien	Basidiosporen (Sporidien)

Die Pycnidien sind krugförmige Gebilde, die in ihrem Innern an kurzen Hyphen (= Konidienträgern), die palisadenartig angeordnet sind, in Ketten die Pycnidiosporen erzeugen (Fig. 122 A). Sie sind die erste Fruchtförm. Neben ihnen entstehen auf dem gleichen Mycel die Aecidien, die bei den einzelnen Familien verschieden gebaut sein können. Man unterscheidet nach dem Bau zwei Formen, den Caeoma- und den Becher-Typus. Beim ersten sind die Aecidien polsterförmig und besitzen keine Hülle (Peridie), sie sind höchstens von einem Kranz von Paraphysen umgeben (Fig. 122 B).

Beim Bechertyp sind die Aecidien krug-, becher- oder napfförmig und von einer Pseudoperidie (auch kurz Peridie genannt) umgeben (Fig. 122 C). Sie sind meist auffällig gelb gefärbt. Die Pseudoperidie reißt in manchen Fällen sternförmig auf und verleiht den Aecidien ein gefälliges Aussehen. Bei anderen Formen sind sie flaschen-

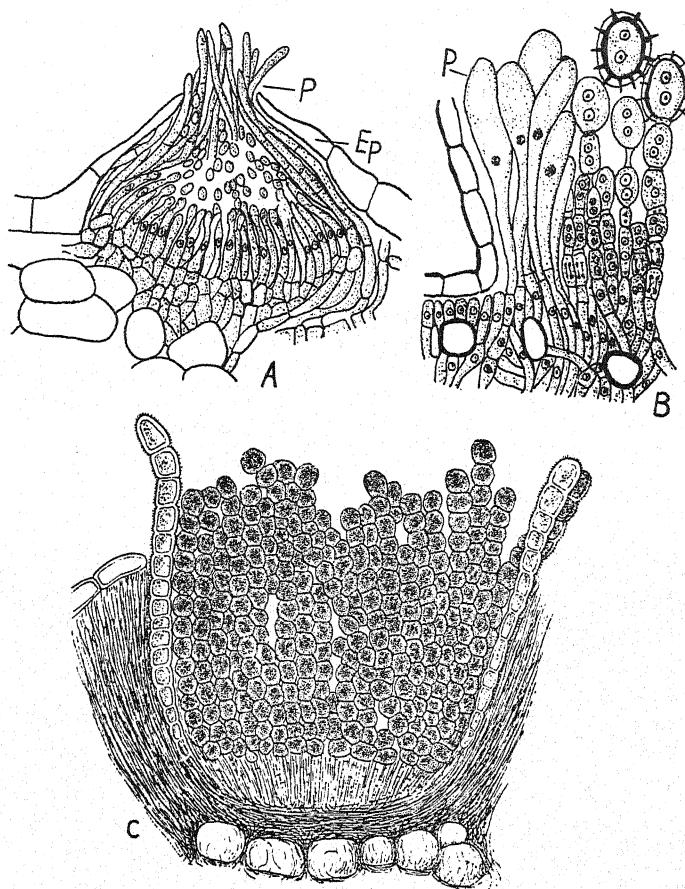


Fig. 122. A *Gymnosporangium clavariaeforme* Rees. Pycnidium im *Crataegus*-Blatt, Ep Epidermis, P Paraphysen. B *Phragmidium Rubi* (Pers.) Wint. Ein Caecoma; P Paraphysen. C *Aecidium Grossulariae* Pers. auf *Ribes nigrum*. (A nach Blackman, B nach Sappin-Trouffy, C nach De Bary.)

oder kegelförmig und die Pseudoperidie ist gitterförmig ausgeprägt (Gitterrost) oder sackförmig (Blasenrost). Die Aecidien sind für die Fortpflanzung neben den Teleutolagern die wichtigste Form, da in ihnen die Zytogamie sich abspielt. Die Pycnidien und Aecidien treten meist im Frühjahr auf. Im Sommer erscheint auf der gleichen oder auf einer anderen Wirtspflanze die dritte Fruchtform, das Uredolager (Fig. 123 B). Wie schon der Name sagt, sind sie lagerförmig und in der Jugend von der Epidermis der Wirtspflanze bedeckt. In manchen Fällen sind die Uredolager von einer Peridie umgeben, in anderen nur von einem Kranz von Paraphysen. In ihnen entstehen die Uredosporen (Sommersporen), die vielfach gestielt sind und in manchen Fällen, ähnlich wie die Aecidiosporen, in Ketten hintereinander gebildet werden. Die Uredolager entstehen aus den Aecidiosporen und sind dementsprechend wie diese dikaryotisch.

Manchmal fehlen die Aecidien ganz und an ihrer Stelle können Uredolager entstehen, die einkernige Zellen besitzen können (primäre Uredolager). Aus den Uredosporen können im Laufe des Sommers neue Uredolager hervorgehen. Die von Anfang paarkernigen Uredolager hat man als sekundäre Uredolager bezeichnet, im Gegensatz zu den einkernigen, den primären. Gegen Ende des Sommers erscheinen auf dem gleichen zweikernigen Mycel, das die Uredolager hervorgebracht hat, die Teleuto-Lager mit den Teleutosporen (Wintersporen). Die Hyphen der Teleutolager sind wie die der Uredolager zweikernig, die Teleutolager unterscheiden sich von den Uredolagern meist durch ihre dunklere Färbung. In den Teleutosporen findet die Dikaryophase ihren Abschluß; die beiden Kerne der jungen Teleutosporen verschmelzen (Fig. 123 C). Die abfallenden oder nicht abfallenden Teleutosporen sind, wie schon ausgeführt (s. Basidien), Hypobasidien, die entweder sklerotisiert sind oder nicht. Im ersten Falle sind es Sklero-Hypobasidien. Im darauffolgenden Frühjahr keimen die Teleutosporen mit einer Basidie aus, die man auch als Promycel bezeichnet. Die junge Basidie nimmt den diploiden Zygotenkern auf, der sich in vier Kerne teilt, wobei die Reduktionsteilung stattfindet. Hierauf gliedert sich die Basidie durch Querwände in vier Zellen. Die Uredineen-Basidie ist daher eine Phragmobasidie. Die gewöhnlich als Basidie bezeichnete Keimhyphe der Teleutospore ist die Epibasidie. Die gesamte Basidie, also Hypo- + Epibasidie, ist eine dimere Phragmobasidie, die in vielen Fällen sklerotisiert ist. Jede Zelle der Basidie gibt einer Spore (Sporidie) den Ursprung. Die Sporen keimen, wenn sie auf eine geeignete Wirtspflanze kommen, mit einem Keimschlauch, der in die Wirtsgewebe eindringt, entweder durch die jungen und noch zarten Epiderismembranen hindurch, oder, wenn es sich um ältere Organe des Wirts handelt, deren Epidermis undurchdringbar für den Keimschlauch ist, durch die Spaltöffnungen hindurch.

Kommen alle Fruktifikationsorgane bei einem Rostpilz vor, so bezeichnet man ihn als Eu-Form. Dies ist jedoch nicht immer der Fall, sondern es gibt Formen, bei denen die eine oder andere Fruchtform fehlt; mitunter sind alle bis auf eine unterdrückt. Hinsichtlich des Fehlens der verschiedenen Fruktifikationsorgane unterscheidet man verschiedene Formen von Rostpilzen. Bei der folgenden Zusammenstellung bedeutet 0 = Pycnidien, I = Aecidien, II = Uredolager, III = Teleutolager, IV = Basidiosporen. Nach dem Gesagten unterscheidet man (ein -- Zeichen bedeutet Fehlen der betr. Fruchtform):

	0	I	II	III	IV
Eu-Formen . . .	+	+	+	+	+
Opsis-Form . . .	+	+	-	+	+
Brachy-Form . . .	+	-	+	+	+
Mikro-Form . . .	-	-	-	+	+
Endo-Form . . .	+	+	-	-	+ <sup>1)</sup>
Kata-Form . . .	-	+	+	+	+
Hypo-Form . . .	+	-	-	+	+
Katopsis-Form .	-	+	-	+	+
Hemi-Form . . .	-	-	+	+	+

Bei vielen Rostpilzen kommen alle vorhandenen Fruchtformen auf ein und demselben Wirt vor. Man nennt solche autözisch oder autoxen. Bei anderen Rostpilzen dagegen findet sich ein Teil der Fruchtformen auf einem bestimmten Wirt, die anderen dagegen auf einem anderen Wirt, der einer systematisch ganz anderen Gruppe angehört. Solche Pilze nennt man heterözisch oder heteroxen. Der Ausdruck „heterözisch“ ist leider unglücklich, da man als heterözisch auch diözische Pilze bezeichnet, das eine Mal also einen ernährungsphysiologischen Charakter damit bezeichnet, das andere Mal einen sexuellen. Man tut daher gut, in der Sexualphysiologie nur von „Monözie“ und „Diözie“ zu sprechen und den Ausdruck „Heterözie“ für die wirtswechselnden Rostpilze als ernährungstechnischen Ausdruck zu reservieren. Für den Wirtswechsel seien nur wenige Beispiele genannt. Ein autözischer Rostpilz aus der Gruppe der Eu-Formen ist *Uromyces Betae*. Pycnidien, Aecidien, Uredo- und Teleuto-

<sup>1)</sup> Die Basidien entstehen an den keimenden Aecidiosporen.

lager kommen alle auf ein und demselben Wirt, nämlich auf *Beta vulgaris* vor. Bei den heterözischen Rostpilzen kommen in der Regel die Aecidien (und damit auch die Pycnidien) auf anderen Wirten vor als die Uredo- und Teleutolager, z. B.

Puccinia graminis  
Puccinia coronifera  
Uromyces Pisi

Aecidien auf:

Berberis vulgaris  
Rhamnus Frangula  
Euphorbia Cyparissias

Uredo und Teleuto auf:

Gramineae  
Gramineae  
Papilionaceae.

Wie schon oben angedeutet wurde, kann man im Zweifel sein, ob man den Uredinales einen antithetischen Generationswechsel zu erkennen soll oder nicht. Faßt man aber die aus den Basidiosporen entstehenden Mycelien mit den Pycnidien und Aecidien als Gametophyten und die aus den Aecidiosporen hervorgehenden Mycelien mit den Uredo- und Teleutolagern als Sporophyten auf, so würde bei den heterözischen Rostpilzen der Generationswechsel mit dem Wirtswchsel zusammenfallen, da das Mycel mit den Pycnidien und den Aecidien auf dem einen Wirt vorkommt (z. B. Berberitze), die Mycelien mit den Uredo- und Teleutolagern auf dem anderen Wirt (z. B. Gramineae). Der Gametophyt hätte dann nur eine kurze Phase, während der Sporophyt eine sehr ausgedehnte Phase besäße, zumal sich die Uredolagerbildung öfters wiederholen kann, indem die Uredosporen zu

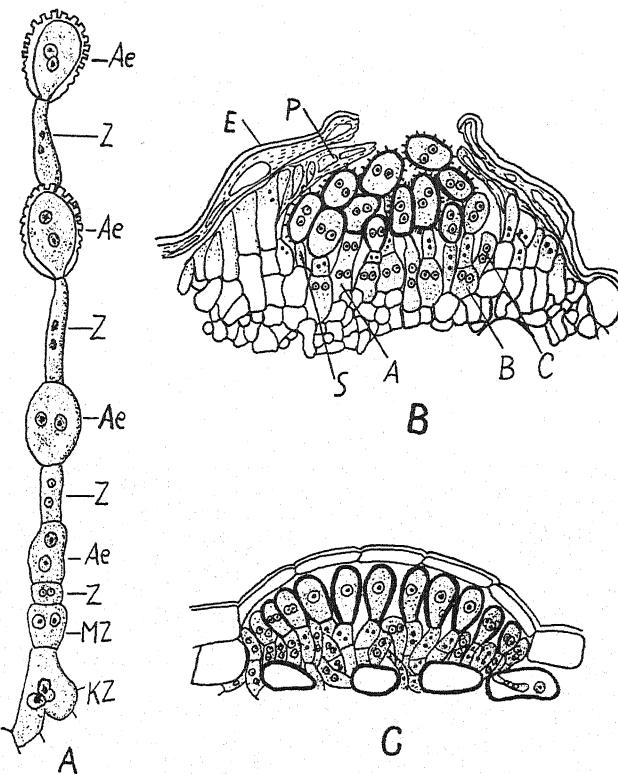


Fig. 123. A *Cronarium ribicola* Ed. Fisch. Entstehung der Aecidiosporen (*Ae* Aecidiosporen, *Z* Zwischenzellen, *MZ* Sporenmutterzelle, *KZ* Basalzelle). B *Cron. ribicola*. Uredosporementstehung (*E* Epidermis der Wirtspflanze, *P* Peridie des Uredolagers, *A* vierkernige Basalzelle, *B* zweikernige Basalzelle, *C* sekundäre Sporenmutterzelle, die sich von der Basalzelle abgegliedert hat, *S* Stielzelle der Uredospore). C *Melampsora Helioscopiae* Wint. Teleutosporenlager mit Teleutosporen, in denen z. T. die beiden Kerne verschmolzen sind. (A, B nach Colley, C nach Sappin-Trouffy.)

Mycelien heranreichen, die wieder Uredolager hervorbringen können. Der zweiteilige Sporophyt — Uredolager und Teleutolager — könnte dann keinen Wirtswchsel vornehmen, er wäre an einen Wirt gebunden (z. B. Gramineae). Allerdings müßte man in dem Falle, daß man den Uredinales einen antithetischen Generationswechsel zu erkennen, den Dikaryonten als Sporophyten bezeichnen, während man sonst den Diplonten als Sporophyten bezeichnet. Wie schon weiter oben ausgeführt, kann aber dem Dikaryonten keine Diplontennatur zugesprochen werden, da man, wie Harder (1927) zeigte, den Dikaryonten in einen lebensfähigen Haplonten umwandeln kann, was bei einem Diplonten unmöglich ist. Die Dikaryophase kann daher nicht als selb-

ständige Phase bezeichnet werden, sondern als eine intermediäre, weder haploide noch diploide. Aus diesem Grunde möchte ich daher den *Uredinales* keinen antithetischen Generationswechsel zuschreiben, sondern höchstens Kernphasenwechsel und einen physiologischen Phasenwechsel, letzteren im Falle von Heterözio (Wirtswechsel).

Normalerweise findet bei den *Uredinales* der Geschlechtsakt, und zwar die erste Phase, die Zytogamie (Plasmogamie), in den Aecidien statt. Die Zytogamie kann sich entweder in der Form der Isogamie oder Anisogamie abspielen. Die Isogamie ist die häufigere Form. Innerhalb des Aecidiums spielt sich die Kopulation zwischen zwei Hyphen ab, sei es daß zwei besonders gestaltete oder zwei nicht unterscheidbare Hyphen miteinander verschmelzen. Die morphologisch unterscheidbaren Hyphen, die kopulieren, nennt man wegen ihrer Anordnung Basalzellen (Fig. 123 A).

Den einfachsten Typ finden wir beim *Caeomatus* (Aecidien, die einer Peridie entbehren). Nach diesem Typ entwickeln sich eine Reihe von Rostpilzen, so *Phragmidium disciflorum* James, *Phr. violaceum* Wint., *Gymnoconia interstitialis* Lag., *Melampsora reticulatae* Blytt und andere (Fig. 122 B). Die Einzelvorgänge seien bei *Phragmidium disciflorum* geschildert (Moreau 1914). Die Aecidien werden im Mesophyll der Wirtspflanze angelegt, indem ein dichter Hyphenknäuel gebildet wird. Die unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Hyphen strecken sich und bilden eine Palisadenschicht. Hierauf teilen sich die Endzellen der einzelnen Hyphen in eine kleine obere und eine längere basale Zelle. Unter Umständen können bei manchen Arten mehr als eine sterile apikale Zelle abgegliedert werden (z. B. bei *Melampsora Rostrupi* Wagn.). Die Kerne der sterilen Zellen gehen zugrunde. Zwischen je zwei fertilen Basalzellen lösen sich die Wände vom Scheitel zur Basis fortschreitend auf und die beiden Zellen verschmelzen. Hin und wieder können mehr als zwei Zellen miteinander verschmelzen. Sind, wie in dem vorliegenden Fall, die beiden Kopulationszellen gleich groß und gleichgestaltet, so liegt reine Isogamie vor. Die Kerne der beiden Kopulationszellen paaren sich. Eine Anisogamie kann hin und wieder angedeutet sein, wenn die Wände zwischen den beiden Zellen nicht ganz aufgelöst werden, sondern nur ein Porus gebildet wird und der Kern der einen Zelle durch den Porus in die andere Zelle hinüberwandert. Es kann sich dabei um Einzelfälle handeln und ist dann belanglos. Findet aber ein solches Verhalten grundsätzlich und in einer Richtung statt (*Phragmidium violaceum*), so liegt zweifellos eine ausgeprägte Anisogamie vor.

Neben dem geschilderten typischen Verhalten, daß zwei Basalzellen kopulieren, kommen noch andere Fälle bei einem und demselben Pilz vor. So kann eine Basalzelle mit einer beliebigen Hyphenzelle, die gerade in der Nähe liegt, verschmelzen; es können zwei nicht als Basalzellen ausgebildete Zellen miteinander verschmelzen; und es kommt vor, daß eine Basalzelle mit der darunter liegenden Zelle der gleichen Hyphe kopuliert. In dem letzteren Falle liegt Autogamie (im weiteren Sinne) vor.

Aus der Kopulationszelle geht die Aecidiospore hervor. Sie streckt sich, ihre Kerne teilen sich synchron und es wird durch eine Querwand eine kleine Apikal- und eine lange Basalzelle gebildet, deren jede zwei Kerne besitzt. Nun streckt sich die Basalzelle wieder und die Vorgänge wiederholen sich. So entstehen mehrere hintereinander stehende Apikalzellen, die Aecidiosporenmutterzellen, die alle zweikernig sind (auch Initialzellen genannt). In jeder dieser Mutterzellen findet nunmehr eine synchrone Kernteilung statt und es wird je eine kleine sterile Basalzelle und eine fertile Apikalzelle abgeschnürt, wie dies schon bei der Bildung der ersten Basalzellen vor der Zytogamie stattgefunden hat (Fig. 123 A; 124). Dadurch entsteht eine Kette von abwechselnd größeren und kleineren Zellen. Die kleinen und sterilen Zellen werden zu den sogenannten Zwischenzellen oder Stielzellen (Interkalarzellen), die größeren und fertilen zu den Aecidiosporen. Die Aecidiosporen umgeben sich mit einer derben Membran. Die Zwischenzellen dienen als Disjunktorzellen; sie gehen zugrunde und lösen sich auf, wodurch die Aecidiosporen frei werden. Unmittelbar unter der Epidermis des Wirtsgewebes findet man die sterile Zelle, die zu Anfang der Basalzellenbildung vor der Kopulation der letzteren gebildet wurde. Nach unten folgen Aecidiosporen, die teils schon frei, teils noch durch die Zwischenzellen miteinander verbunden sind.

Beim *Bechertypus* (Aecidien mit einer Peridie) verlaufen die Vorgänge im Grunde in der gleichen Weise, nur daß am Rande der Aecidien eine einfache Peridien-

schicht angelegt wird (Fig. 122 C). Die Aecidiosporenbildung erfolgt in der gleichen Weise wie vorher. Die Rindenschicht des Aecidiums entsteht dadurch, daß die oberste Aecidiospore jeder Kette an Größe zunimmt und die anliegenden umgebildeten Sporen untereinander verwachsen. Bei den Sporenketten, die das Aecidium außen umgeben, wandeln sich nicht nur die obersten, sondern alle Sporen in Deckzellen um, indem sie ebenfalls ihren Sporencharakter verlieren und zu derbwandigen Zellen werden, die miteinander verwachsen. Auf diese Weise entsteht die Peridienschicht (z. B. *Uromyces Betae* Tul.).

Bei der Aecidiosporenbildung ergeben sich häufig kleinere Abweichungen, so daß mehrere Bildungsformen unterschieden werden können. So strecken sich bei einer Reihe von Arten, zu denen

z. B. *Uromyces Poae*

Rabh., *Cronartium ribicola* Ed. Fisch.,

*Puccinia Pruni-spinosa* Pers. gehören, die Zellen des Initialknäuels senkrecht zur Epidermis des Wirtes hin, wobei die apikal gelegenen Zellen der Hyphen anschwellen und zugrunde gehen und so eine mehr oder mindermächtige Deckschicht bilden (Pseudoparenchym).

Zwischen den basal gelegenen Zellen tritt, wie vorher geschildert, Kopulation ein, ohne daß die kopulierenden Zellen noch morphologisch erkennbar wären. Die übrigen Prozesse verlaufen wie beim *Caeoma*-Typ.

Bei einer anderen Gruppe werden überhaupt keine Geschlechtshyphen mehr gebildet, sondern irgendwelche Hyphen im basalen Teil des Hyphenknäuels verschmelzen miteinander (z. B. bei *Endophyllum Sempervivi* De Bary). Bei wieder anderen Formen fehlt jede Zytogamie und die Aecidiosporen sind alle einkernig, obwohl sie in der vorher geschilderten Weise entstehen. Diese Formen entwickeln sich völlig apogam. Hierher gehören beispielsweise bestimmte Rassen von *Endophyllum Euphorbiae-silvaticae* Wint.

Die Eu-Formen mit allen Fruktifikationsorganen haben das Gemeinsame, daß die Zytogamie am Grunde des Aecidiums oder kurz vor der Aecidienbildung zwischen vegetativen Hyphen stattfindet. Mit der Bildung der Aecidiospore beginnt die Dikaryophase, die sich über die Uredosporen bis in die jungen Teleutosporen erstreckt. In der Teleutospore findet die Karyogamie statt (Fig. 123 C). Aus der Teleutospore keimt die Basidie hervor, in der unter Reduktion der Chromosomen die Sporenkerne entstehen (Fig. 125). Die Basidie teilt sich in vier Zellen, an denen je ein Sterigma aussproßt, an dem eine Spore entsteht, die den Kern der Mutterzelle aufnimmt. Die Zytogamie findet also in der Aecidienanlage und die Karyogamie in der Teleutospore statt. Bei den kurzyklischen Formen finden wir wesentliche Abweichungen, von denen im folgenden die wichtigsten genannt seien.

Bei den *Opsis*-Formen fallen nur die Uredosporen weg; sie spielen daher für die Sexualität keine Rolle. Von Interesse ist in dieser Gruppe nur *Uromyces Scrophulariae* Fckl., bei der die Hyphenkopulation wie im Normalfall in der Aecidienanlage statt-

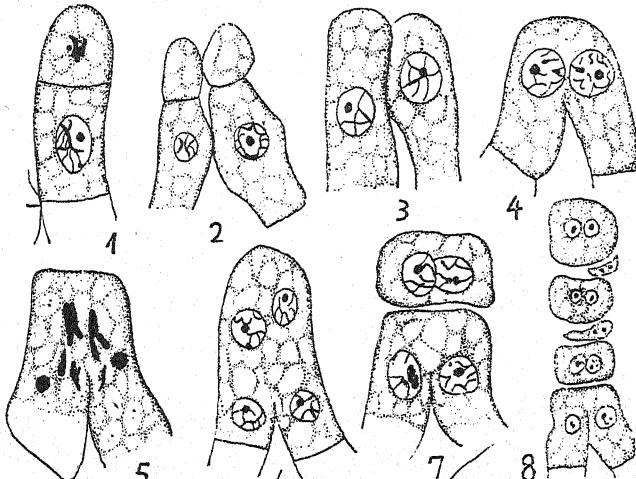


Fig. 124. *Phragmidium speciosum* (Fr.) Cke. 1 Fertile Hypha mit steriler Endzelle, 2—3 fertile Hyphen vor der Kopulation, 4 synchronie Teilung des Kopulationskernpaars, 6 die vier Tochterkerne aus 5, 7 oberstes Kernpaar abgegrenzt, 8 Aecidiosporenkette mit den kleinen Zwischenzellen. (Nach Christman.)

findet, daneben aber auch schon vor der Aecidienanlage erfolgen kann, so daß also die Paarkernphase schon früher einsetzt als in den Normalfällen. Die Hyphenkopulationen dürften irgendwo im Haplomycel stattfinden, sind aber noch nicht aufgefunden worden. Ferner zeigt sich bei der Art insofern eine Abweichung, als aus den Aecidiosporen nicht Uredolager, wie im Normalfall, hervorgehen, sondern wieder Aecidien und Teleutolager.

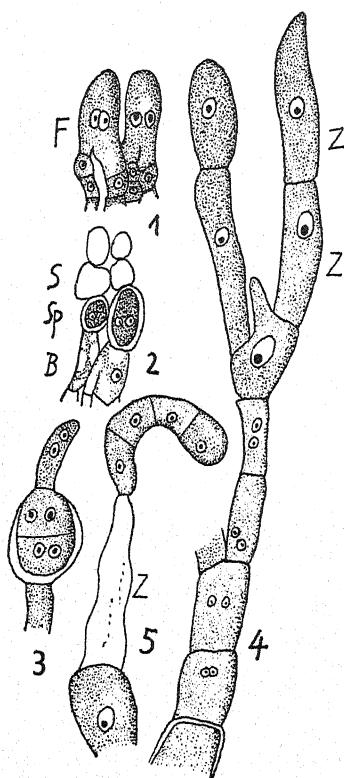


Fig. 125. *Chrysomyxa Abietis* (Wallr.) Wint. Teleutosporenbildung. 1 Kopulation fertiler Zellen (F); 2 die Kopulationszellen (B) haben je eine sporengene Zelle (Sp) und sterile Zellen abgeschnürt; 3 keimende sporogene Zelle; 4 eine sporogene Zelle hat mit einer Zeugitenkette gekeimt (Z = Zeugiten); 5 die Zeugite mit einer vierzelligen Basidie ausgekeimt. (1,2 nach Kurssanow, 3—4 nach Lindfors.)

Eine wesentliche Abweichung zeigt sich bei den Hem- und Brachy-Formen. Hier fehlen ja die Aecidien; daher muß die Zytogamie an eine andere Stelle verlegt sein. Hier entstehen aus den Basidiosporen Mycelien, die sofort Uredolager entwickeln (bei den Brachyformen sind außerdem noch Pycnidien vorhanden). Solche Uredolager auf haploidem Mycel nennt man primäre. Die Zytogamie findet in den primären Uredolagern statt. So verhalten sich *Phragmidium Potentillae-canadensis* Diet. (Christman 1907), *Triphragmium Ulmariae* Lk., *Puccinia suaveolens* Rostr. (Lindfors 1917) u. a. Das Uredolager übernimmt die Stelle der Aecidien. Bei *Puccinia suaveolens* finden wir die gleiche Uredosporenentstehung, doch können die primären Uredolager sich bereits auf dikaryotischem Mycel entwickeln, da die Zytogamie schon vor der Anlage der primären Uredolager im vegetativen Mycel stattfinden kann (Kurssanow 1917). Bei *Uromyces Ficariae* Wint. findet die Zytogamie stets im vegetativen Mycel statt (Lindfors 1924).

Bei den Mikro-Formen sind nur Teleutolager vorhanden. Hier findet dementsprechend die Zytogamie in den Teleutolagern statt [z. B. bei *Puccinia fuscum* Reb. nach Lindfors (1924), *Uromyces laevis* Koern. nach Kurssanow (1917) u. a.]. Bei anderen Mikro-Formen findet die Zytogamie schon vor der Anlage der Teleutolager im vegetativen Mycel statt, so bei *Uromyces Scillarum* Wint. nach Blackman & Fraser (1906), *Puccinia Arenariae* Wint. nach Lindfors (1924), *Pucc. Epilobii* DC. nach Lindfors (1924) u. a. (Fig. 125). Bei *Pucc. Arenariae* entsteht die Dikaryophase schon sehr früh, nämlich in der Basidiospore. Bei der Keimung der Teleutospore wandert der diploide Kern in die junge Basidie hinaus und teilt sich. Die beiden Tochterkerne werden auf zwei Zellen verteilt. Nun teilen sich die beiden Kerne wieder, aber es folgt keine Wandbildung. An jeder Zelle entsteht ein Sterigma und eine Spore, und die beiden Kerne der beiden Zellen wandern in je eine Spore hinaus, so daß die junge Spore schon zweikernig ist. Die Kerne der Sporen teilen sich bei deren Teilung synchron und das Mycel ist von Anfang an paarkernig. Hier fällt die Haplophase also ganz weg, ähnlich wie bei den Hymenomyceten *Hypochnus terrestris* und *Nidulariopsis melanocarpa*.

Noch weiter geht die Abwandlung bei den Endo-Formen. Hier sind außer den Pycnidien nur noch Aecidien vorhanden. Die Zytogamie findet normal an der Basis der Aecidienanlage statt. Die Aecidiosporen sind paarkernig. Doch währt die Dikaryophase nur kurze Zeit, da in der Aecidiospore die beiden Kerne verschmelzen. Die Aecidiospore keimt mit einem kurzen Keimschlauch, der zur vierzelligen Basidie wird. Bei der Teilung des Aecidienkernes findet die Reduktionsteilung statt. Wir haben also

die Erscheinung, daß die Aecidiospore nicht, wie das sonst der Fall ist, zu einem Mycel auskeimt, sondern zu einer Basidie. Die Aecidiospore ist zugleich Teleutospore. Dieses Verhalten zeigt z. B. *Endophyllum Sempervivi* De Bary (Hoffmann 1912). Die Aecidiosporen von *Gymnoconia interstitialis* Lagh. können ebenfalls statt mit einem Keimschlauch mit einer Basidie keimen (Kunkel 1920).

Bei manchen Formen entwickeln sich die Aecidien völlig apogam. Die Aecidien sind zwar zweikernig, ebenso die Aecidiosporen, aber die Kernpaare stammen nicht aus einer Zytogamie. So bilden einige Rassen von *Endophyllum Euphorbiae-silvaticae* (DC.) Wint. Aecidiosporen, die mit einer Basidie auskeimen. Die zwei Kerne der Aecidiospore wandern in die Basidie hinaus und werden durch eine Wand auf zwei Zellen verteilt. Die beiden Kerne teilen sich nun wieder und werden abermals durch eine Wand getrennt. Die Zweikernigkeit der Zellen kommt nun entweder dadurch zustande, daß in normaler Weise in der Aecidienanlage Zytogamie eintritt, oder in der Weise, daß schon die Basidiosporen (an den Aecidiobasidien) durch eine Kernteilung zweikernig werden (Moreau 1919). Bei *Endophyllum Valerianae-tuberosae* endlich fand Maire (1900), daß die Aecidiosporen zwar zweikernig sind, daß die Haplophase aber dadurch wieder hergestellt wird, daß einer der beiden Kerne zugrunde geht. Eine andere Form von *Endophyllum Euphorbiae-silvaticae* hat nur einkernige Aecidiosporen (Moreau 1919). Der Kern teilt sich bei der Keimung und die vier Kerne werden auf die einzelnen Zellen der Basidien verteilt. Bei *Endophyllum Centranthi-rubri* Poir. sind die Aecidiosporen ebenfalls einkernig, aber die Basidie ist nur zweizellig und der haploide Aecidiosporenkern teilt sich nur einmal (Poirault 1913/15). Auf die vielen noch möglichen Variationen kann hier nicht eingegangen werden.

Bevor wir auf eine weitere wichtige Zytogamieform näher eingehen, sei noch einiges über die einzelnen Rostsporen gesagt. Die Aecidiosporenentstehung ist in allen Fällen die gleiche wie oben geschildert, nur einige kleine Variationen können sich zeigen. So haben wir oben gesehen, daß die Zwischenzellen kleiner sind als die Aecidiosporen und bald der Auflösung anheimfallen. In einigen Fällen können sich diese Zwischenzellen aber beträchtlich in die Länge strecken und die Sporen emporheben. Die Aecidiosporen erscheinen dann gestielt, wie z. B. bei *Cronartium ribicola* Ed. Fisch. Die Aecidiosporen sind stets sofort keimfähig und stellen nur selten Dauersporen dar. Die Uredosporen können ebenfalls in Ketten gebildet werden wie die Aecidiosporen. In dem Uredolager verflechten sich die Hyphen zu einem Knäuel. Die Endzellen schnüren eine Reihe von Initialzellen ab, die Uredosporen mutterzellen (Fig. 123 B). Diese teilen sich wie diejenigen der Aecidiosporen in eine kleinere sterile basale und eine größere fertile apikale Zelle. Die fertile wird zur Uredospore, die andere wird zur Zwischenzelle, streckt sich und geht dann zugrunde. Die obersten Uredosporen bilden sich ähnlich denen der Aecidien zu Peridienzellen um, soweit eine Peridie überhaupt ausgebildet wird. Beim Kettentyp herrscht daher in der Aecidien- und Uredosporenbildung völlige Übereinstimmung. In Ketten stehende Uredosporen besitzen unter anderen *Cronartium*, *Melampsorella* (pro parte), *Coleosporium*, *Pucciniastrum* u. a.

Neben dem Kettentyp kommt bei den Uredosporen noch ein anderer vor. Die Sporen stehen einzeln und sind kurz gestielt. Gestielte einzelnstehende Uredosporen besitzen die meisten *Uredineen*-Gattungen. In manchen Gattungen kommen beide Typen nebeneinander vor, so bei *Melampsorella*. Die einzelnstehenden Sporen entstehen in der Weise, daß die Basalzellen je eine Initialzelle abschnüren. Die Initialzellen teilen sich in eine große apikale und eine kleine basale Zelle. Die große Zelle wird zur Spore, die kleine zur Stielzelle. Die Basalzellen wachsen wiederholte Male seitlich aus und bilden wieder einzelnstehende Sporen, so daß die Sporen nicht übereinander, sondern nebeneinander stehen. Die Uredolager sind entweder von einer Peridie umschlossen oder es fehlt eine solche. Vielfach ist es schwierig, Uredolager von Aecidien zu unterscheiden, zumal die Sporenentstehung sich bis in die Einzelheiten gleichen kann. Auch die beiden Sporenformen sind häufig schwer zu unterscheiden; doch besitzen die Uredosporen in den meisten Fällen eine sehr dicke Membran, die einen Keimporus besitzt. Die Uredosporen sind wie die Aecidiosporen sofort keimfähig, haben aber im allgemeinen nur eine kurzdauernde Keimfähigkeit. Überwinterung von Uredosporen

kommt selten vor. Dagegen besitzen sie in einigen Fällen die Fähigkeit, trockene Perioden zu überdauern und kennzeichnen sich dann durch eine auffallend kräftige Membran. Solche widerstandsfähige Uredosporen bezeichnet man als **Mesosporen**. Die Uredosporen keimen stets mit einem Keimschlauch, der durch die Stomata der Blätter eindringt.

Meist gegen Ende der Vegetationszeit erscheinen neben den Uredolagern die Teleutosporenlager mit den Teleutosporen. Letztere sind sehr mannigfaltig in ihrer Gestalt und bilden die wichtigsten systematischen Merkmale. Sie sind ein-, zwei- oder mehrzellig (Fig. 126). Sie besitzen entweder eine dünne Membran oder eine stark sklerotisierte. Den einfachsten Typ, der noch wenig Anklänge an die echten Teleutosporen zeigt, stellen die Teleutosporen der *Coleosporiaceae* dar. Die Endzellen der palisadenartig angeordneten Sporen werden Hyphen schwollen keulig an. In ihnen findet die Karyogamie statt. Die Zeugiten strecken sich und werden zu Basidien. Der diploide Kern teilt sich unter Reduktionsteilung in vier Kerne. Nach der ersten Teilung werden die beiden Tochterkerne durch eine Querwand voneinander getrennt; nach der zweiten Teilung erfolgt eine neue Wandbildung, so daß vier Zellen entstehen. Die Basidien und die Teleutosporen fallen daher in eins zusammen. Hierauf wachsen aus den einzelnen Zellen lange Keimschläuche hervor, an denen die Sporen entstehen. Auf einem solchen Stadium sind die Basidien nicht von den *Auricularia*-Basidien zu unterscheiden (z. B. bei *Coleosporium Sonchi* Lév.). Die „Teleutosporen“ von *Coleosporium* sind daher in Wirklichkeit keine solchen, sondern Hypobasidien.

Wie bei den *Auriculariaceae* die Basidie allmählich einen sklerotischen Charakter annimmt, so wird auch die *Coleosporium*-Basidie sklerotisiert. Eine solche sklerotisierte Basidie ist die Teleutospore der *Melampsoraceae*. Und zwar ist hier genau wie bei der *Cystobasidium*-Basidie der untere Teil, die Hypobasidie, sklerotisiert. In den Gattungen *Uredinopsis* und *Melampsorella* sind die Hypobasidien noch nicht sklerotisiert. Bei der ersten liegen sie zerstreut im Geflecht der interzellularen Hyphen des Mycels, bei der letzteren entstehen sie in den Epidermiszellen des Wirts, vielfach abgeplattet. Bei den Gattungen *Melampsora*, *Thecospora* und *Pucciniastrum* weisen die Hypobasidien Teleutosporencharakter auf. Ihre Wand ist sklerotisiert und sie treten zu Lagen zusammen.

Die Teleutosporen der *Cronartiaceae* sind ungefähr gleich entwickelt wie die der *Melampsoraceae*, aber sie werden in Ketten gebildet. Ihre Wand ist nicht sklerotisiert. Jede der Teleutosporen keimt mit einer Basidie, und zwar reifen die Basidien basipetal. Die Teleutosporen bleiben in Verbindung und viele Ketten legen sich aneinander und treten als Säulen über die gesprengte Epidermis des Wirts hervor (*Cronartium ribicola* Ed. Fisch.). Etwas komplizierter entstehen die Teleutosporen in der Gattung *Chrysomyxa*. Bei *Chrysomyxa Abietis* Wint. (Lindfors 1924, Kurssanow 1922) findet die Zytogamie im Teleutosorus statt (Fig. 125). Zwei Palisadenzellen verschmelzen miteinander, die Kopulationszelle streckt sich in die Länge und gliedert eine apikale Zelle ab, „sporoide“ oder „sporogene Zelle“ genannt. Diese verdickt ihre Membran und überwintert. Hin und wieder teilt sich die sporogene Zelle nach ihrer Bildung in mehrere Zellen. Im Frühjahr geht aus jeder Zelle der sporogenen Zelle ein Keimschlauch hervor, der das Kernpaar aufnimmt. Der Keimschlauch kann sich verzweigen. Alle Zellen desselben sind paarkernig. In dem am Ende der Keimschläuche gelegenen Zellen tritt Kernverschmelzung ein, womit sie sich als Teleutosporen erweisen. Diese keimen sofort zu einer Basidie aus, die sich in vier Zellen teilt und an jeder Zelle je eine Spore abgliedert. Die Teleutosporen sind dünnwandig.

In der Familie der *Pucciniaceae* endlich begegnen uns die typischen Teleutosporen. Sie können verschiedengestaltig sein und spielen in der systematischen Literatur die wichtigste Rolle. Unter der großen Fülle von Formen seien nur einige erwähnt (vgl. E.P. 2. Aufl. Bd. 6). Ähnlich wie die Uredosporen sind die Teleutosporen der *Pucciniaceae* gestielt. Die Enden der palisadenartig angeordneten Hyphen der Teleutolager schwollen an und gliedern eine Basalzelle ab, die sich in eine Stiel- und eine Teleutosporenzelle teilt. Bei verschiedenen Arten sind die Teleutosporen einzellig, so z. B. bei *Uromyces*; bei anderen sind sie zweizellig, so bei *Puccinia*, und jede Zelle keimt im Frühjahr mit einer

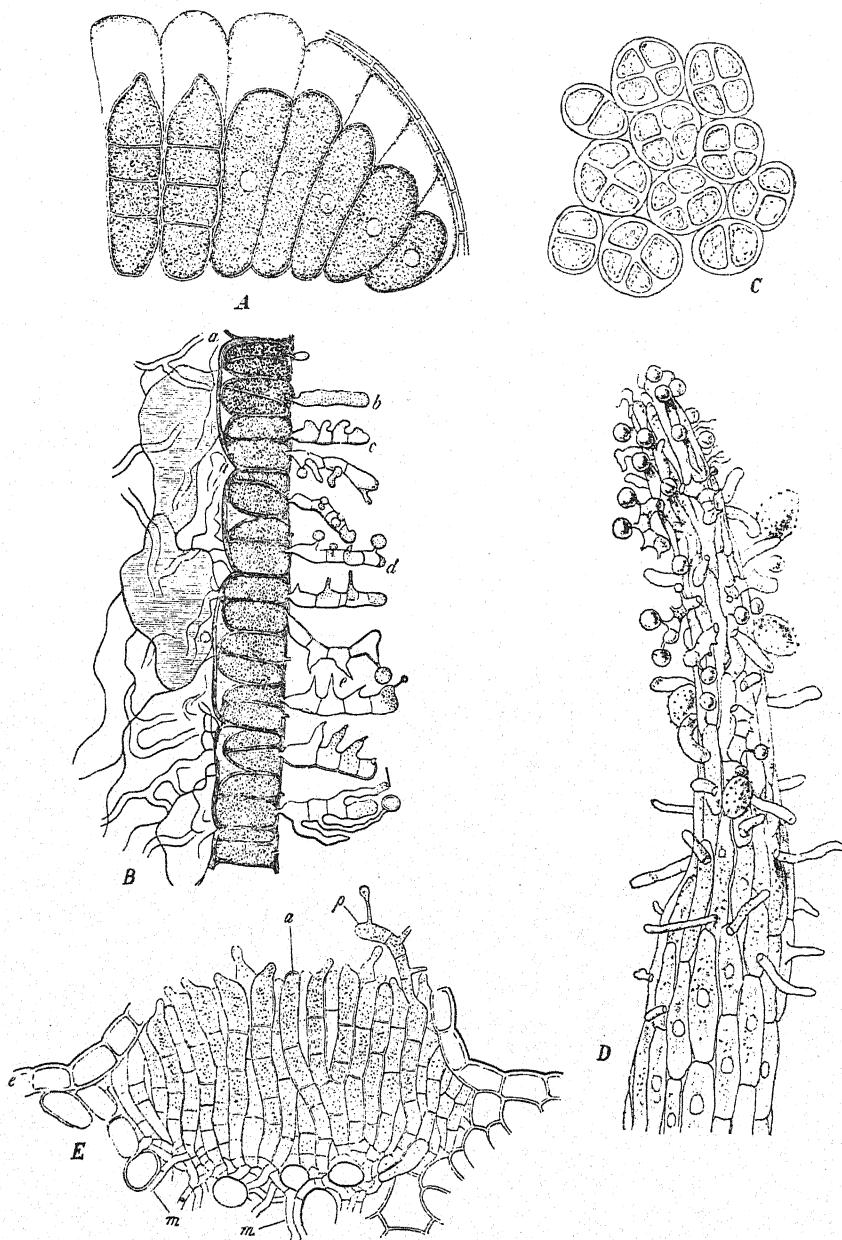


Fig. 126. Verschiedene Teleutosporen. **A** *Coleosporium Euphrasiae* (Schum.) Wint. Ein- und vierzellige Teleutosporen. **B** *Calyptospora Goeppertiae* Kühn. Keimende Teleutosporen. **C** *Pucciniastrum pustulatum* (Pers.) Dietel. Teleutosporenlage von oben. **D** *Cronartium flaccidum* (Alb. et Schwein.) Wint. Teleutosporenbüschel mit keimenden Teleutosporen. **E** *Chrysomyxa Rhododendri* (DC.) De Bary, Teleutolager mit keimenden Teleutosporen. (**A** nach Dietel, **B, C** aus Pfl.-fam. 2. Aufl., **D** nach Tulasne, **E** nach De Bary.)

Basidie, an der vier Sporen entstehen. Die Teleutosporen von *Phragmidium* sind mehrzellig (bis 10 und mehr), die von *Triphragmium* sind dreizellig, wobei die einzelnen Zellen zu einem Dreieck angeordnet sind. Bei *Ravennelia cassicola* Atkins. werden eigentümliche Sporenköpfchen gebildet. Die jungen Köpfchen bestehen zunächst aus einer Palisade von langgestreckten Zellen, die am Ende kopfig angeschwollen sind. Die An-

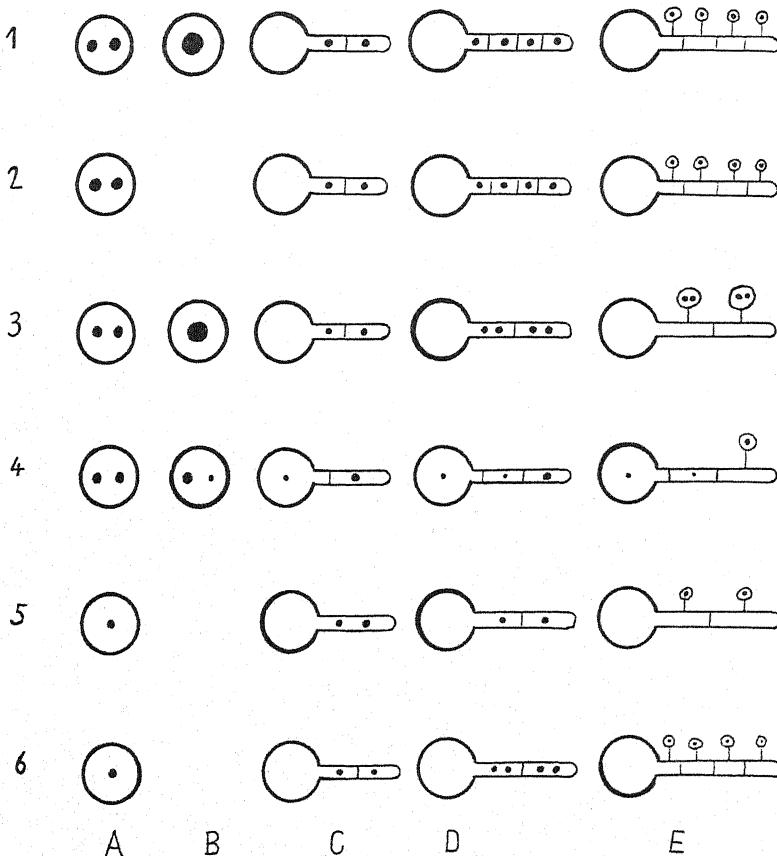


Fig. 127. Verschiedene Typen der Teleutosporenbildung. A Kernlage im Mycel und in der jungen Teleutospore, B Kernverschmelzung in der reifen Teleutospore, soweit vorhanden, C—E Basidien- und Sporenbildung. Vgl. Text. (Nach Jackson.)

schwellung grenzt sich durch eine Wand ab. Die lange Stielzelle hat damit ihre Entwicklung abgeschlossen. Die Apikalzelle teilt sich in zwei Zellen, wovon die endständige zur Spore, die subterminale zur sogenannten Zyste wird. Bei *Puccinia* können die Teleutosporen statt zweizellig auch hin und wieder einzellig sein und heißen dann Mesosporen.

Es sei nun noch eine Zusammenstellung der wichtigsten Arten der Basidiosporenbildung gegeben (nach einer Zusammenstellung von Jackson 1935). In der Fig. 127 sind die einzelnen Fälle veranschaulicht. Bei einem 1. Typ ist das Mycel zunächst einkernig. Durch Hyphenkopulation kommt dann Paarkernbildung zustande. Die junge Teleutospore ist zweikernig, in ihr verschmelzen die beiden Kerne zum Zygotenkern. Unter Reduktionsteilung entstehen in der Basidie vier Kerne, die durch Querwände

voneinander getrennt werden. Aus den vier Zellen sproßt je ein Sterigma hervor, an dem sich eine Spore bildet. Jede Spore erhält einen Kern. Dieser Typ ist z. B. bei *Puccinia Malvacearum* Bert. (Zytogamie bei der Teleutosporenbildung), *Endophyllum Sempervivi* (A. et S.) De Bary (Zytogamie in der Anlage der Aecidien, zwischen Myzelzellen), *Gymnoconia nitens* (Schw.) Kern et Thurst. (nach Kunkel) verwirklicht.

Bei einem 2. Typ sind die jungen Basidien zweikernig, aber es findet keine Kernverschmelzung statt, sondern die beiden Kerne wandern in die Basidie hinaus und werden durch Querwandbildung auf vier Zellen verteilt, aus denen je eine Basidiospore entsteht. Hierher gehören Rassen von *Gymnoconia nitens* (Schw.) Kern et Thurst. (nach Dodge), *Endophyllum Euphorbiae-silvaticae* (DC.) Wint., bei welch letzterer die Zweikernigkeit der Basidiosporen, die hier aus den Aecidiosporen hervorgehen, dadurch hergestellt wird, daß sich der eine Sporenkern in zwei teilt und die Tochterkerne sich wie Paarkerne betragen.

Der 3. Typ kennzeichnet sich dadurch, daß das ganze Mycel zweikernig ist. In der Teleutospore findet Karyogamie statt. Nach der ersten Kernteilung in der Basidie werden die beiden Tochterkerne durch eine Wand getrennt und die beiden Kerne teilen sich nun wieder, werden aber nicht durch eine Wand getrennt, so daß die beiden Zellen der Basidie zweikernig sind. An jeder Zelle entsteht eine Spore, die die beiden Kerne aufnimmt. Hierher gehören *Puccinia Arenariae* (Schum.) Wint. (nach Lindfors), *Pucc. Anemones-virginianae* und *Pucc. Heucherae* (nach Lehmann).

Bei einem 4. Typ ist das spätere Mycel zweikernig, in der jungen Teleutospore sind zwei Kerne vorhanden. Es erfolgt aber keine Karyogamie, sondern einer der beiden Kerne degeneriert, der andere wandert in die junge Basidie und wird von der Spore durch eine Wand abgegrenzt. In der Basidie teilt sich der übriggebliebene Kern und die beiden Tochterkerne werden durch eine Querwand getrennt. Einer der beiden Tochterkerne degeneriert nun wieder und es entsteht nur eine einkernige Basidiospore. Der in die Spore eingewanderte Kern kann sich unter Umständen in der Spore nochmals teilen; dann gehen beide Tochterkerne zugrunde. Zu diesem Typ gehört z. B. *Endophyllum Valeriana-tuberrosae* Maire. Es ist zweifelhaft, ob sich die geschilderten Vorgänge in Basidien abspielen, die aus Teleutosporen oder aus Aecidien hervorgegangen sind.

Ein 5. Typ besitzt einkernige Mycelien und einkernige Teleutosporen. In der Basidie teilt sich der eine haploide Kern und es entsteht eine zweizellige Basidie mit insgesamt zwei Sporen. So verhalten sich *Uromyces Rudbeckiae* Arth. et Holw., *Endophyllum Centranthi-rubri* Poir. und *Gymnoconia nitens* (Schw.) Kern et Thurst. (bestimmte Rassen). Bei *Endophyllum Centranthi-rubri* sind die „Teleutosporen“ in Wirklichkeit Aecidiosporen.

Bei einem 6. Typ endlich sind Mycel und Teleutosporen einkernig. In der Basidie entstehen vier einkernige Zellen und vier ebensolche Sporen. So verhält sich *Endophyllum „uninucleatum“* (syn. *End. Euphorbiae-silvaticae*). Die „Teleutosporen“ sind hier wieder Aecidiosporen.

Unsicher ist das Verhalten bei *Herpobasidium filicinum* (Jackson 1935). Hier ist das Mycel zweikernig; die Karyogamie soll in der Basidie erfolgen, ebenso die erste Kernteilung des Zygotekernes, während die zweite erst in der keimenden Basidiospore erfolgen soll (die Basidien sind zweizellig). Die Zweikernigkeit würde also in der Basidiospore hergestellt. Dies wäre von Bedeutung, da hier ein Analogon zu *Hypochnus terrestris* und *Nidulariopsis melanocarpa* vorläge, bei denen die Zweikernigkeit ebenfalls in der Basidiospore hergestellt wird. Ähnlich scheinen sich auch *Uromyces Scillarum* (nach Moreau 1914) und *Puccinia Adoxae* (nach Blackman & Fraser 1906) zu verhalten. Allerdings bedürfen diese Fälle noch der Nachprüfung.

Nachdem wir die Sporenbildungsmöglichkeiten kennengelernt haben, wollen wir eine weitere Form der Zytogamie bei den *Uredinales* besprechen, nämlich die Kopulation zwischen Hyphen und Pycnosporen (Fig. 128). Craigie (1927, 1928, 1931) stellte fest, daß die Haplomycelien von *Puccinia graminis* und *P. Helianthi* zunächst nur

Pycnidien ausbilden, aber keine Aecidien. Bringt man nun aber zu einem Pycnidium, das von der Spore A abstammt, Pycnosporen von einem Mycel, das von der Spore B abstammt, so treten auf dem Mycel A Aecidien auf. In einem Falle wurden 74 Pusteln verschiedener Mycelien mit den Pycnosporen („Nektar“) aus einer Pustel belegt. In 30 der so behandelten Pusteln traten Aecidien auf, in den restlichen 44 nicht. Dies

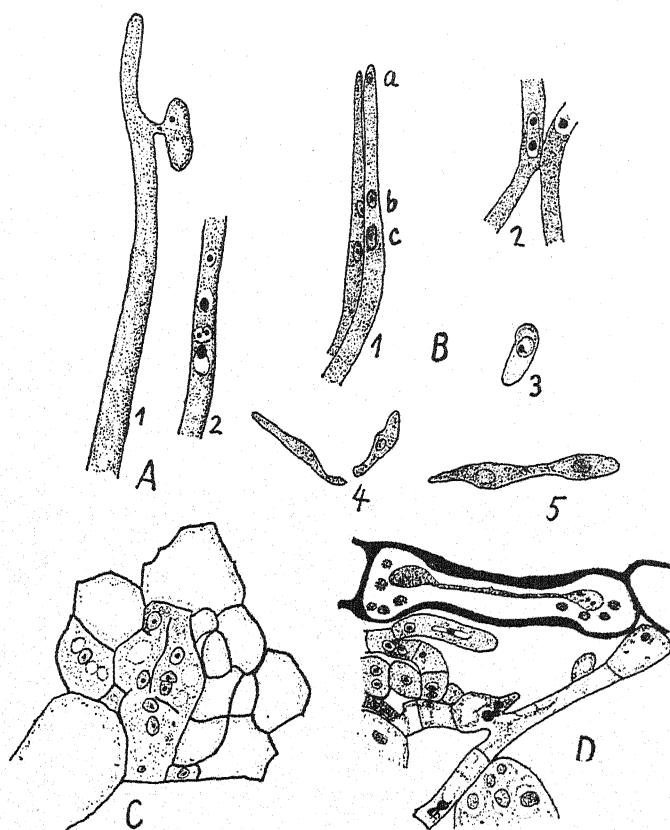


Fig. 128. *A* *Puccinia Phragmitis* (Schum.) Körn. 1 Empfängnishyphه mit einer Pycnospore kopuliert, 2 Hyphenstück mit 2 großen und drei kleinen Kernen, letztere von Pycnosporen stammend. *B* *Puccinia graminis* Pers. 1 Zwei Paraphysen aus einem Pycnidium nach dem Zubringen von Pycnosporen, *b*—*c* Paraphysenkerne, 1 vielleicht ein Pycnosporenkern; 2 anastomosierende Hyphen aus 10 Tage alten Infektionen, 3 ungekeimte Pycnospore, 4 zwei gekeimte Pycnosporen treiben Keimschlüche gegeneinander, 5 zwei Pycnosporen haben kopuliert. *C* *Pucc. graminis*. Zellfusionen in einem haploiden Aecidium (Ausnahmefall). *D* *Puccinia tritici* Erik. Hyphenfusion in 12 Tage altem Uredolager. (*A* nach Lamb, *B*—*D* nach Allen.)

entspricht bei der kleinen Versuchszahl recht gut dem theoretisch zu erwartenden Verhältnis 1 : 1. Aus den Versuchen ging zunächst hervor, daß es zweierlei Mycelien und daher auch zweierlei Pusteln, also Pycnidien geben muß, im Verhältnis 1 : 1, d. h. es läßt in hohem Maße auf genotypisch bedingte Diözie schließen. Ferner war klar, daß bestimmte Pycnidien nur Pycnosporen des einen Geschlechts erzeugen, andere dagegen solche des anderen Geschlechts; die einen Pycnidien gehören dem + -Geschlecht, die anderen dem --Geschlecht an. Wenn aber die Pycnosporen beiden Geschlechtern angehören können, so ist ersichtlich, daß sie keine Spermatien sein können, also keine

männlichen Zellen. Craigie betrachtete dementsprechend die Pycnosporen als Konidien. In ähnlicher Weise wie *Pucc. graminis* verhielt sich *P. Helianthi*.

Im Jahre 1931 fand dann Andrus bei *Uromyces appendiculatus* und *U. Vignae*, daß aus den Pycnidienpusteln dünne Hyphen hervorwachsen, die gewunden sind und daher „flexuous hyphae“ genannt wurden, mit denen Pycnosporen verschmelzen. Am unteren Ende fand er einkernige Fußzellen an den gewundenen Hyphen, die Andrus als Eizellen auffaßt (in Übereinstimmung mit Blackman). Die gewundenen Hyphen stellen nach dieser Auffassung die Trichogynen der basal gelegenen Eizellen dar. Die Kerne der Pycnosporen, die als „Spermatien“ aufgefaßt werden, wandern durch die „Trichogynen“ in die „Eizellen“. Andrus fand weiter, daß zwischen Hyphen im Aecidium auch Anastomosen auftreten können, und zwar vor, gleichzeitig mit oder nach der Befruchtung einer gewundenen Hyphe durch ein „Spermatium“. Diese Anastomosen im Aecidium betrachtet er als vegetative. Bei einer Auffassung, wie Andrus und Blackman sie vertreten, müssen aus einem Mycel sowohl Eizellen mit Trichogynen als auch Spermatien hervorgehen, d. h. es kann sich um keinen diözischen Pilz handeln, sondern um einen heterokaryotischen, um einen Miktohaplonten, der in sich selbststeril ist und nur dann fruchtet, wenn mit dem anderen Geschlecht „spermatisiert“ wird. Allen wies Befruchtung von gewundenen Hyphen durch Pycnosporen bei *Pucc. coronata* und *Pucc. graminis f. Tritici* nach (1933, 1934 und 1935). Lamb (1935) sah bei *Pucc. Phragmitis* an dichten Hyphen, die er als Paraphysen anspricht, Pycnosporen haften und außerdem in den fertilen Hyphen neben den größeren Kernen dieser Hyphen noch kleine, die wahrscheinlich von Pycnosporen herstammten (Fig. 128). Buller (1938) bestätigte die Ergebnisse Craigies, wonach bei *Pucc. graminis* und *P. Helianthi* neben den Periphysen noch dünne Hyphen vorkommen, die aus der Pycnidiumpustel hervorwachsen und mit Pycnosporen des anderen Geschlechts verschmelzen. Die Pycnosporen werden in der Natur wohl durch Insekten (Thrips und Milben, Fliegen u. dgl.) auf die einzelnen Pusteln verschleppt und so zum entgegengesetzten Geschlecht gebracht. Bei *Pucc. Sorghi* scheinen die Pycnosporen auf den Pusteln entgegengesetzten Geschlechtes zu keimen (Allen 1933) und das daraus hervorgehende Mycel scheint mit einem andersgeschlechtigen Fusionen einzugehen, wobei es sowohl an das andere Mycel Kerne abgibt als von diesem auch solche aufnimmt.

Soweit stimmen die Beobachtungen überein. Die meisten englischen Autoren sehen in dem Verschmelzen der „Spermatien“ mit „Trichogynen“ einen Parallelfall zu den Rotalgen; die fertilen Zellen werden als Oogonien und die Pycnosporen als Spermatien bezeichnet. Demnach würden die *Uredinales* Oogamie aufweisen. Diese Auffassung stößt aber auf Schwierigkeiten, sowohl hinsichtlich der Abstammung der *Uredinales*, die sich von anderen *Basidiomycetes* von der Entwicklungshöhe der *Auriculariaceae* ableiten lassen, als auch hinsichtlich der Sexualphysiologie der Pilze. Die englischen Autoren sehen sich gezwungen, für solche Formen (z. B. *Pucc. graminis* u. a.) Miktohaplontennatur und das Vorliegen von Sterilitätsfaktoren anzunehmen. Unsere Auffassung ist die, daß die „Spermatien“ keine solchen sind, sondern Konidien, also Nebenfruchtformen. Darauf weist die Tatsache hin, daß sie keimen können, was bei Spermatien nicht der Fall sein kann. Betrachtet man die Vorgänge nicht als Oogamie, sondern als Somatogamie, nämlich als Verschmelzung von Hyphen mit Konidien, so lassen sich auch die beiden beobachteten Mycelgruppen wesentlich einfacher erklären. Es handelt sich dann um reine Diözisten, also um + - und -- Stämme, die selbstverständlich in sich steril sind, da es sich ja jeweils nur um ein Geschlecht handelt. Daß die Befruchtung durch Konidien erfolgt, ist nichts Außergewöhnliches, sondern wir kennen derlei auch bei anderen *Basidiomycetes*, so bei der Gattung *Coprinus*, wo am Haplomycel haploide Konidien an kurzen Hyphenästen abgeschnürt werden können (ebenso am diploiden Mycel durch Auflösung der Paarkernphase). Aus diesen Konidien gehen Mycelien hervor, die mit Mycelien des anderen Geschlechts kopulieren. Ähnliche Erscheinungen haben wir schon bei den *Ascomycetes* gesehen (*Neurospora*, *Bombardia*, wenn auch bei letzterer die Konidien noch nicht zum Keimen gebracht wurden). Eine unüberwindbare Schwierigkeit für die Ansicht, es handle sich um selbststerile Mikto-

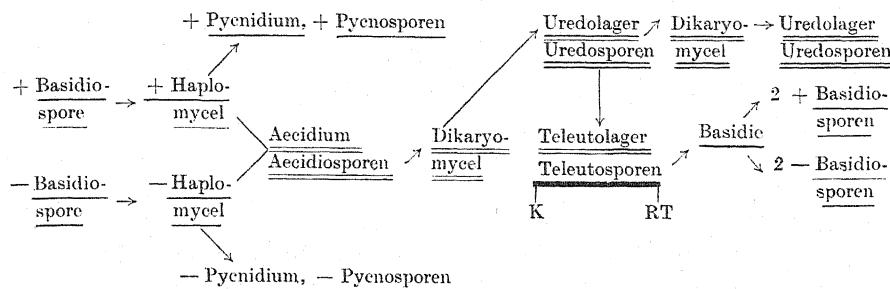
haplonten, bildet die Entstehung der Basidiosporen, die ja alle aus der Basidie nur einen Kern erhalten. Man müßte schon annehmen, daß die Reduktionsteilung in der Spore stattfindet, was aber nach den bisher vorliegenden Untersuchungen ausgeschlossen erscheint. 1935 fand Craigie bei *Puccinia Helianthi* aus den Pycnidienöffnungen zweierlei Hyphen hervorkommen, Paraphysen und die gewundenen Hyphen, mit denen Pycnosporen kopulieren. Er lehnt mit Recht die Bezeichnung „*receptive hyphae*“ und „*Trichogyne*“ ab und hält die Pycnosporen für homolog den Oidien mancher *Hymenomycetes*. Er sah an den gewundenen Hyphen leere Pycnosporen haften, die mit ihnen durch einen kleinen Kopulationsschlauch verbunden waren. Kernübergang dürfte damit gesichert sein.

Von Interesse ist noch eine Beobachtung von Brown (1932). Bei *Puccinia Helianthi* kann eine Dikaryophase durch Verschmelzung von haploiden mit dikaryotischen Hyphen zustandekommen. Auf Pycnidien, die aus Einsporkulturen auf den Blättern von *Helianthus* auftraten, zeigten sich keinerlei Aecidien. Solche traten aber auf, wenn Uredosporen in der Nähe der Pusteln ausgesät wurden. Es muß daher eine Fusion zwischen Haplomyzellen und Dikaryomyzellen eingetreten sein.

Nicht nur bei den Formen, die Pycnidienbefruchtung, sondern auch bei solchen, die am Grunde der Aecidien eine anisogame Hyphenkopulation aufweisen, indem der Kern der einen Hyphe in die andere überwandert, betrachten manche Autoren den Befruchtungsvorgang als Oogamie. So hält Blackman (1904) bei *Phragmidium violaceum* die Zelle, in die der Kern eintritt, für weiblich, die andere, die den Kern abgibt, für männlich. Die von der Basalzelle abgeschnürte apikale sterile Zelle betrachtet er als funktionslos gewordene Trichogyne, die ihre Funktion eingebüßt habe, weil die ebenfalls funktionslos gewordenen Spermatien (die Pycnosporen) durch vegetative Hyphen ersetzt worden seien, eben die männlichen Hyphen. Nach den oben angeführten Worten handelt es sich nach unserer Auffassung nicht um oogame, sondern um somatogame Vorgänge. Die Somatogamie kann iso- oder anisogam verlaufen. Alle *Uredinales* besitzen somit Somatogamie, sei es, daß zwei gleich- oder ungleichgestaltete vegetative Hyphen miteinander verschmelzen oder eine vegetative Hyphe mit einer Pycnospore (= Konidie).

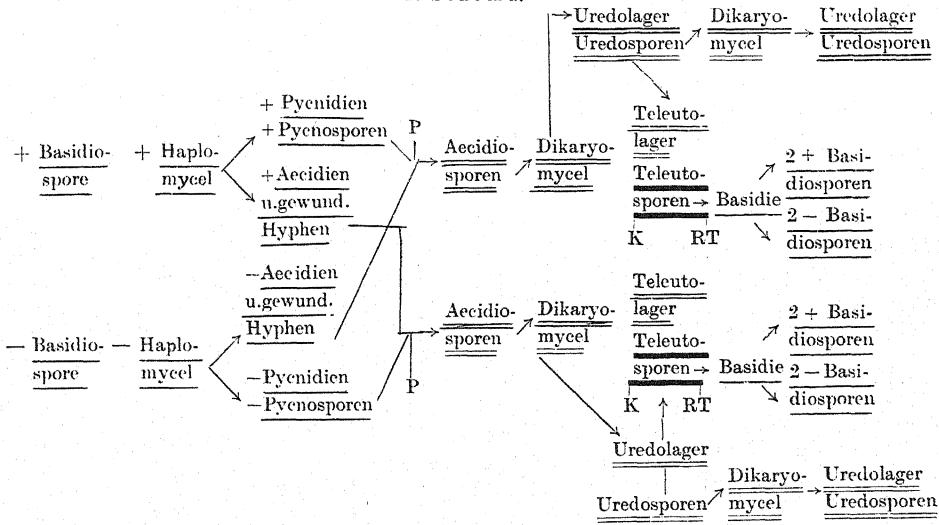
Fassen wir die Geschlechterverteilung bei den *Uredinales* näher ins Auge, so müssen wir feststellen, daß es sowohl monözische wie diözische Formen gibt. Monözisch sind mit Sicherheit alle, bei denen die Kopulation zwischen zwei Zellen ein und derselben Hyphe beobachtet ist, so z. B. bei *Phragmidium violaceum*, *Phrag. subcorticium*, *Puccinia suaveolens*, *Triphragmium Ulnariae* u. a. mehr. Zweifellos diözische, und zwar genotypisch diözische, Formen sind z. B. *Puccinia graminis*, *P. Helianthi*, *P. Sorghi*, und wahrscheinlich noch andere. Experimentell ist der Fall von *Pucc. graminis* durch Craigie einwandfrei geklärt. Hier muß genotypische Geschlechterverteilung stattfinden, wie das Zahlenverhältnis der + - und — Myzelien deutlich zeigt. Es sei noch angeführt, daß bei den einzelnen Versuchen mit Einsporaussaat auf den Wirtspflanzen in manchen Fällen auch aus haploiden Myzellen Aecidien hervorgegangen sind. Dies könnte man zugunsten einer Miktohaplontennatur der betreffenden Formen auffassen, insofern unter bestimmten Ernährungsverhältnissen die Selbststerilität durchbrochen werden könnte. Man darf aber nicht außer acht lassen, daß es nicht erwiesen ist, daß zu den Einspormyzellen auf der Pflanze nicht doch das entgegengesetzte Geschlecht hinzugekommen ist, etwa dadurch, daß durch kleine Insekten, die sich auch in Gazekammern einfinden können, Pycnosporen verschleppt wurden. So konnte Craigie beobachten, daß sich bei solch fraglichen Fällen *Thrips* vorfand. Außerdem besteht die Möglichkeit, daß zwei Haplomyzellen zu enge Zusammenlagen und Hyphenfusionen möglich waren, oder daß es sich überhaupt um keine Einsporkulturen handelte, welcher Nachweis an Pflanzen immer schwer zu erbringen ist. Ferner ist auch Entwicklung haploider Aecidien möglich, wie viele Rassen von manchen der besprochenen Formen zeigen. Es müssen daher in allen derartigen Ausnahmefällen zytologische Untersuchungen der Aecidien angestellt werden, was in den meisten Fällen nicht der Fall war. Für die diözischen *Uredinales* erhalten wir nach den bisherigen Kenntnissen folgendes Entwicklungsschema:

## 1. Schema.



Alle Entwicklungsstadien auf demselben Wirt

## 2. Schema.



Auf dem Zwischenwirt

Auf dem Hauptwirt

Das 1. Schema gibt die Entwicklungsstadien eines diözischen Pilzes wieder, der keinen Wirtswechsel durchmacht, das 2. Schema die Entwicklungsstadien eines diözischen Rostpilzes mit Wirtswechsel. Im Grunde genommen weisen die Vertreter des 1. Schemas, bei denen verschiedengeschlechtige vegetative Hyphen miteinander verschmelzen, den gleichen Entwicklungsgang auf, wie die Vertreter des 2. Schemas, bei dem sogenannte „gewundene Hyphen“ mit den Pycnidiosporen des anderen Geschlechts kopulieren.

## 2. Die Ustilaginales.

Die *Ustilaginales* zeigen im wesentlichen zwei Formen der Zytogamie, nämlich die Kopulation von Sporidien (Basidiosporen) oder der Sproßzellen und Kopulation zwischen zwei Zellen der vierzelligen Basidie. In einigen Fällen dürfte außerdem noch Kopulation zwischen den Hyphen haploider Mycelien vorkommen. Diözische Geschlechterverteilung ist bei vielen *Ustilaginales* nachgewiesen worden. Inwieweit

monözische vorkommt, ist nicht ganz sicher und ist in vielen Fällen Ansichtssache, wie wir noch sehen werden.

Die erste Form der Zytogamie, die Sporidienkopulation, kommt bei einer größeren Zahl von Brandpilzen vor (*Ustilago violacea* Fuck. (Harper 1898), *Ust. bromivora*

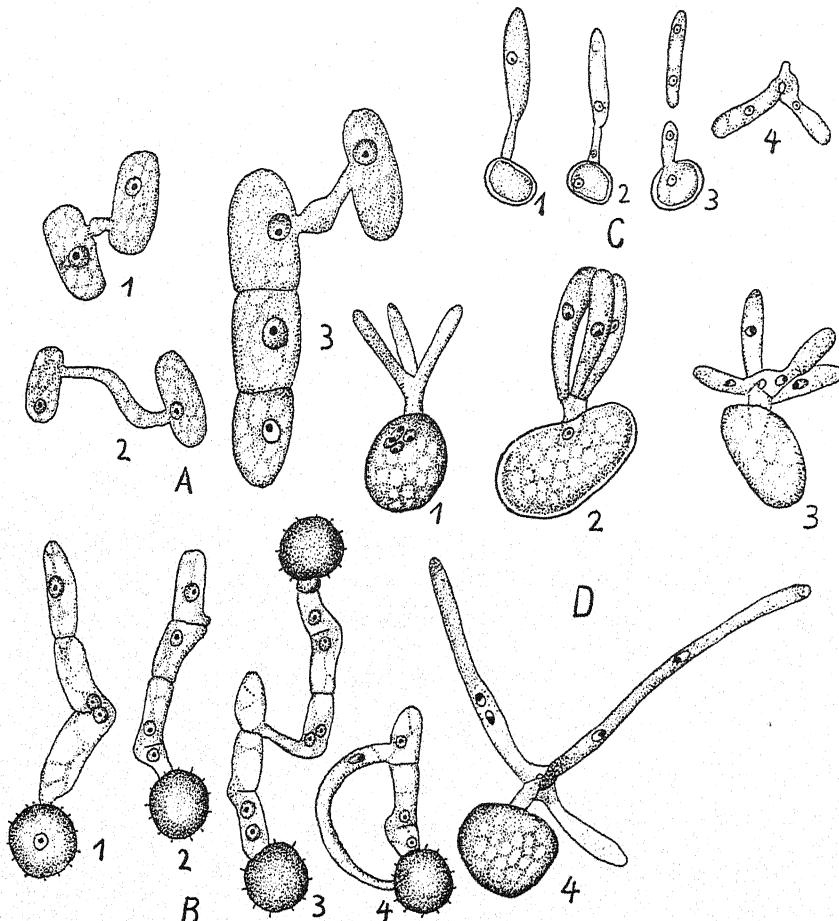


Fig. 129. *A* *Ustilago violacea* Fr. 1—2 Kopulation zwischen Basidiosporen, 3 zwischen einer Basidienzelle und einer Basidiospore; *B* *Ustilago nuda* (Jens.) Kell. 1—2 Kopulation nebeneinanderliegender Basidienzellen, 3 Kopulation zwischen zwei Apikalzellen verschiedener Basidien, 4 Kopulation zwischen einer Apikal- und Basalzelle einer Basidie (Hufeisenkopulation); *C* *Ustilago longissima* var. *macrospora* Dav. Keimung der Brandsporen und Sporidienkopulation; *D* *Uromyces Anemones* (Pers.) Wint. 1 Keimende Brandspore mit vier Kernen, 2 drei Sporidien haben sich durch eine Wand abgegliedert, jede Zelle mit einem Kern; 3 zwei Sporidien haben kopuliert, 4 die Sporidien mit den Kopulationskernen keimen aus. (*A* nach Harper, *B* nach Rawitscher, *C* nach Bauch, *D* nach Kniep.)

Fischer v. Waldh. (Bauch 1925), *Ust. Scabiosae* Wint. (Kniep 1921), *Ust. Tragopogonis* Schrot. (Kniep 1926) usw.). Sie verläuft in allen Fällen ungefähr folgendermaßen: Die junge Brandspore ist zweikernig (Fig. 129, 130). In ihr tritt Kernverschmelzung ein. Dann stülpt sie nach einer Ruheperiode eine Basidie aus. In dieser erfolgen zwei Kernteilungen; die vier Kerne werden auf die vier Basidienzellen verteilt. Jede Basidienzelle schnürt eine Spore ab, die einen Kern erhält. Dieser ist ein Tochterkern der Basidienzelle, der bei der Sterigmenbildung sich einmal teilt. Auf diese Weise bleibt ein

Kern in jeder Basidienzelle zurück, so daß mehrere Basidiosporengenerationen gebildet werden können. Isoliert man nun die vier Sporen und sät sie auf geeigneten Nährböden aus, so sprossen sie zu einer Unzahl von Sekundärsporidien aus. Die Abkömmlinge einer einzigen Basidiospore kopulieren nie untereinander. Kombiniert man nun die Abkömmlinge der vier Sporen untereinander, so erhält man in 50% der Fälle Kopulationen, in 50% keine. Daraus geht hervor, daß bei der Basidienbildung zweierlei Kerne gebildet werden und dementsprechend auch zweierlei Basidiosporen, die durch Sprossung immer wieder ihresgleichen hervorbringen. Aus dem Zahlenverhältnis geht hervor, daß es sich um genotypische Geschlechterverteilung handelt. Zwei Sporen einer Basidie gehören dem + -Geschlecht an, zwei dem -- -Geschlecht. Sät man Sekundärsporidien auf alkalischem Agar aus (2%, ohne Nährstoffzusatz), so kann man beobachten, daß Sporidien entgegengesetzten Geschlechts miteinander kopulieren. Sie treiben Keimschläuche, die aufeinanderzuwachsen und verschmelzen. Nach dem Kopulationsakt wächst aus dem Kopulationsprodukt ein Keimschlauch hervor, der zwei Kerne besitzt (die Sporidien sind einkernig). Daraus geht hervor, daß Kernübertritt stattgefunden haben muß. Wächst der zweikernige Keimschlauch aus dem Kopulationsschlauch hervor, so liegt Isogamie vor. Bei anderen Formen kann er aber aus einer der beiden kopulierenden Sporidien hervorgehen, wie bei *Ustilago violacea*. Dies kann man als Anisogamie bezeichnen, wenn es konstanterweise bei einer Art vorkommt. Bei einer bestimmten Länge des zweikernigen Keimschlauches tritt synchrone Kernteilung ein und darauffolgende Wandbildung, was so weiter geht bis zur Brandsporenbildung. An den Querwänden sind bei manchen *Ustilaginales* echte Schnallen zu sehen (z. B. bei *Ustilago Vrijeksi*; Seyfert 1927, Fig. 30 G). Die dikaryotischen, durch Sporidienkopulation entstandenen Mycelien können die Wirtspflanzen infizieren, während dies für die haploiden Mycelien noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist.

Bei den *Basidiomycetes* wird die Dikaryophase in der Weise gebildet, daß sich die Partner eines Kernpaars synchron teilen und je zwei Tochterkerne auf die neuen Tochterzellen verteilt werden, in vielen Fällen unter Mitwirkung von Schnallen. Ein eigenartiges Verhalten der Dikaryophase läßt sich bei *Ustilago nuda* (Jensen) Kell. et Sw. und *Ust. Tritici* (Pers.) Jens. (Thren 1941) beobachten. Züchtet man ein dikaryotisches *Ustilagineen*-Mycel in künstlicher Kultur, so zerfällt die Dikaryophase sehr bald, indem haploide Hyphen abgegliedert werden, die ihrerseits zur Abschnürung von Sporidien schreiten können. Anders verhalten sich die beiden genannten Arten. Wenn

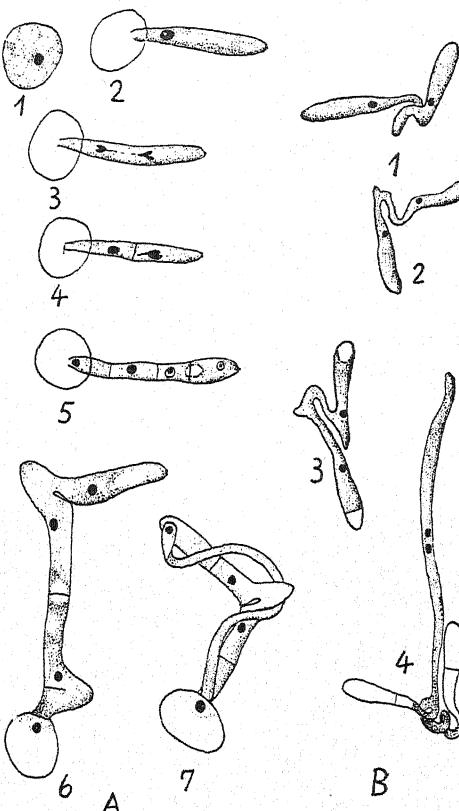


Fig. 130. A *Ustilago Hordei* (Pers.) Kell. et Sw. 1-5 Kernverhältnisse in keimenden Brandsporen und Basidien, 6 Kopulation je zweier anliegender Basidienzellen, 7 Kopulation der beiden mittleren Zellen und der Apikal- und Basalzelle. B *Ustilago Zeae* (Beckm.) Unger. 1-3 kopulierende Sporidien, 4 Auswachsen des Kopulationsschlauches zum Paarkernmycel. (A nach Hüttig, B nach Sleumer.)

sich bei *Ust. nuda* die Paarkerne geteilt haben (meist synchron), so wandert einer der vier Tochterkerne zur Hyphenspitze, einer zur Basis, die beiden anderen bleiben auf halber Höhe in der Hyphe liegen und werden durch Querwände von den beiden anderen Kernen abgegrenzt. Die mittlere, zweikernige Zelle wächst seitlich aus und ihre beiden Kerne wandern in den Auswuchs hinein. Die Basalzelle wächst ebenfalls seitlich aus und zwar unmittelbar unter der Querwand, die sie von der mittleren Zelle trennt; der Kern der Basalzelle wandert in den Auswuchs hinein. Der Auswuchs der Basalzelle tritt mit der nicht weiter gewachsenen Apikalzelle in Verbindung und sein Kern wandert in die Apikalzelle über, wo er sich mit deren Kern paart, worauf die Apikalzelle weiterwächst (Fig. 131 D). In manchen Fällen treibt auch die Apikalzelle einen seitlichen Auswuchs, der dem Auswuchs der Basalzelle entgegenwächst. In diesen Fällen wandern die Kerne der beiden Zellen an den Treffpunkt der beiden Auswüchse. Der durch die Kopulation der Apikal- und der Basalzelle entstandene Hyphenbogen wächst nunmehr seinerseits mit einem neuen Auswuchs aus, der das neu gebildete Kernpaar aufnimmt (Fig. 131 D 6—7). *Ustilago Tritici* verhält sich im Prinzip gleich, doch neigen die Apikal- und Basalzelle zur vegetativen Vermehrung, indem in ihnen Kern- und Zellteilungen auftreten können. Die Fusionen der Apikal- und Basalzellen der beiden *Ustilago*-Arten kann man unter Umständen als eine Art Schnallenbildung auffassen, besonders unter dem Gesichtspunkt, den Martens und Noble der Deutung der Schnallen zugrunde legen, wobei aber zu berücksichtigen ist, daß bei den beiden *Ustilago*-Arten die Kerne im Vergleich mit dem Hyphendurchmesser so klein sind, daß sie auch ohne Ausweichmechanismus sich nebeneinander teilen könnten, wie Thren richtig bemerkte.

An dem diploiden Mycel entstehen in der Wirtspflanze die Brandsporen, in denen die Kernverschmelzung stattfindet (Fig. 131 C). Die Brandsporen können auf verschiedene Weise entstehen. Bei *Ustilago Heufleri* Fuckel z. B. zergliedern sich die dikaryotischen Hyphen in kurze Stücke, die perlchnurartig anschwellen, zerfallen und sich abrunden. In der Gattung *Entyloma* kommen auch endständige Brandsporen vor, die an kurzen (sporogenen) Hyphen abgegliedert werden. In dem letzten Falle entstehen sie wie die einzelnen Teleutosporen. Die Brandsporen werden auch Chlamydosporen genannt. Sie sind den Teleutosporen homolog und dementsprechend findet in ihnen auch die Karyogamie statt (Fig. 131 B). Wie aus den Teleutosporen, so keimt auch aus den Brandsporen eine Basidie hervor. Nach der Basidienform unterscheidet man im wesentlichen zwei Typen, die *Ustilaginaceen*-Basidie und die *Tilletia*-Basidie. Die erste ist eine Phragmobasidie (Fig. 55). Die Brandspore ist die Sklero-Hypobasidie, die „Basidie“ die Phragmo-Epibasidie. Die ganze Basidie (Brandspore + „Basidie“) ist also eine dimere Sklero-Phragmo-Basidie. Anders ist diejenige von *Tilletia* gestaltet (Fig. 131 A). Hier keimt aus der Brandspore ein kurzer Keimschlauch aus, der sich fast nie septiert; an der Spitze werden die Sporidien gebildet, die zwischen 8—16 schwanken können, je nach der im Innern der Basidie entstandenen Zahl von Sporenkernen. Die *Tilletia*-Basidie ist im typischen Falle daher eine dimere Sklero-Holobasidie. In manchen Fällen kann sich die *Tilletia*-Basidie durch einige Querwände gliedern, doch enthalten die rückwärtigen Zellen fast nie Kerne oder Plasma, die vielmehr zur Basidienspitze wandern und von dem rückwärtigen Teil der Basidie durch Wände abgegrenzt werden (sogenannte Kammerbildung). Diese eigentümliche Kammerbildung, die wahrscheinlich mit der Ernährung zusammenhängt, zeigt sich bei manchen Brandpilzen auch an den Kopulationschlüchen der zweikernigen Kopulationszelle. So beobachtet man häufig, daß die zweikernige Kopulationszelle das ganze Plasma in ihrer Spitze enthält und weiterwächst, während der rückwärtige Teil der Hyphe immer wieder durch eine neue Querwand abgegrenzt wird (das gleiche kommt bei den zweikernigen Kopulationshyphen von *Taphrina*-Arten vor).

Neben der Sporidienkopulation kommt noch eine andere Form der Zytogamie vor. Die Basidie ist in diesen Fällen wie in den vorigen vierzellig und besitzt in jeder Zelle einen Kern. Man kann nun häufig beobachten, daß je zwei der vier Zellen miteinander verschmelzen. An bestimmten Querwänden entsteht eine kleine seitliche Aussackung und die Querwand wird teilweise aufgelöst (Fig. 129, 130). Der Kern der einen Zelle tritt in die andere über. Dieser Typ kommt z. B. bei *Ustilago nuda* Kellerm.,

*Ust. Hordei* Kell. et Sw., *Ust. Tritici* Jens. u. a. vor. In vielen Fällen sehen die Kopulationsbrücken Schnallen ähnlich, sind aber keine. Es besteht eine bestimmte Gesetzmäßigkeit darin, welche der vier Zellen miteinander kopulieren. Dies hat seinen Grund in der Geschlechterverteilung auf die einzelnen Basidienzellen bei der Reduktionsteilung. Die Meiosis findet im ersten Teilungsschritt statt. Es sind daher die beiden oberen Kerne gleichgeschlechtig, ebenso die beiden unteren (von oben nach unten

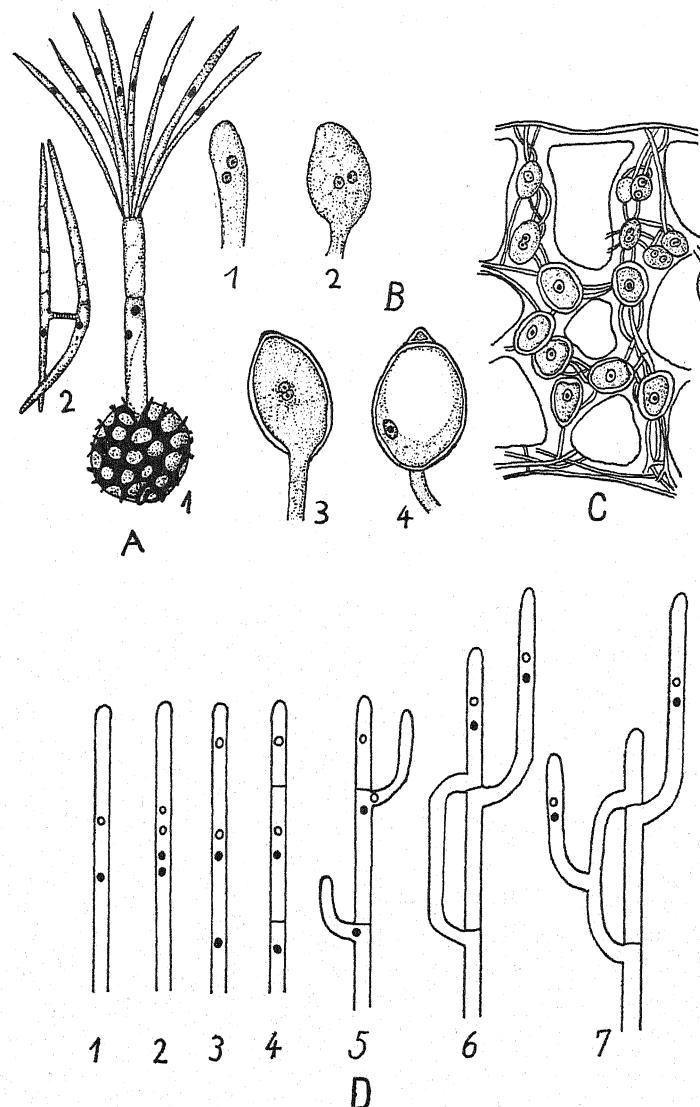


Fig. 131. A *Tilletia Tritici* (Bjerk.) Wint. 1 Keimende Brandspore, die „Basidie“ (zweizellig) gliedert am Ende die Sporidien ab; 2 H-förmig kopulierende Sporidien. B *Entyloma Nymphaeae* (Cunn.) Setch. 1—4 Aufeinanderfolgende Stadien der Brandsporenbildung. C *Entyloma Glauci* Dang. Brandsporen-lager mit verschiedenen reifen Brandsporen. D Verhalten der Dikaryophase bei *Ustilago nuda* (Jens.) Kellerm. (A nach Paravicini, B nach Lutmann, C nach Dangeard, D nach Thren.)

mäßigkeit darin, welche der vier Zellen miteinander kopulieren. Dies hat seinen Grund in der Geschlechterverteilung auf die einzelnen Basidienzellen bei der Reduktionsteilung. Die Meiosis findet im ersten Teilungsschritt statt. Es sind daher die beiden oberen Kerne gleichgeschlechtig, ebenso die beiden unteren (von oben nach unten

mit I, II, III, IV bezeichnet). II und III müssen demnach verschiedengeschlechtig sein, also Aa, wobei A das eine, a das andere Geschlecht bezeichnet. Es tritt nun stets die Zelle II mit III und I mit IV in Kopulation, nicht aber I mit III oder II mit IV, obwohl das möglich wäre, auf Grund der verschiedenen Geschlechtlichkeit der Kerne der Zellen. Diese merkwürdige Erscheinung hat seinen Grund darin, daß die Kerne II und III in dem Falle, daß die Reduktionsteilung im ersten Teilungsschritt stattfindet, stets entgegengesetzt geschlechtlich sind, also Aa. Die beiden nebeneinanderliegenden Zellen kopulieren nun wegen der geringen räumlichen Trennung immer zuerst, so daß für die anderen Zellen nur die Verbindung I × IV möglich ist. Diese Erscheinung braucht aber bei den Fällen nicht in Erscheinung zu treten, bei denen die Reduktionsteilung im zweiten Teilungsschritt abläuft. Hier liegen jeweils eine A- und eine a-Zelle nebeneinander: Bei der Lage A a A a werden wieder die beiden mittleren Zellen miteinander zuerst kopulieren und dann I × IV oder I × II und III × IV; bei einer Lage A a a A können an sich I × III und II × IV kopulieren, was aber praktisch nie der Fall ist, da sich jeweils I und II, sowie III und IV näher liegen und daher sofort miteinander kopulieren. Infolge dieser Eigentümlichkeiten beobachtet man dementsprechend bei einer Kernlage A A a a, daß stets die Zellen II × III kopulieren. Die Zellen I und IV sind durch einen langen Kopulationsschlauch miteinander verbunden, der bogenförmig („hufeisenförmig“) an den Zellen II und III vorbeizieht (z. B. *Ustilago nuda*, *Ust. Hordei*). Außer den einzelnen Zellen einer Basidie können auch zwei verschiedengeschlechtige Zellen zweier verschiedener Basidien miteinander kopulieren (*Ustilago Hordei*). Es gibt Arten, die entweder ausschließlich Sporidienkopulation oder Kopulation zwischen zwei Basidienzellen aufweisen. Daneben gibt es jedoch auch Arten, die beide Kopulationstypen aufweisen können (*Ustilago violacea*, *Ustilago longissima* var. *macrospora*). Wieder andere Formen zeigen keine der beiden Möglichkeiten, sondern die Paarkernigkeit wird durch Kopulation zweier Mycelhyphen erreicht. So beobachteten Stakman & Christensen (1927) bei *Ustilago Zeae* in den Wirtspflanzen zahlreiche Hyphenkopulationen, wenn zwei verschiedengeschlechtige Mycelien auf die Pflanzen gebracht wurden, die aber ausblieben, wenn zwei gleichgeschlechtige Mycelien verwendet wurden. Die Sporen von *Tilletia Tritici* kopulieren unter sogenannter H-Form (Fig. 131 A).

Für das Vorhandensein sekundärer Geschlechtsmerkmale konnten Anhaltspunkte aufgefunden werden. Bringt man z. B. Brandsporen des auf *Dianthus deltoides* parasitierenden Antherenbrandes *Ustilago violacea* f. *Dianthi deltoidis* in 3% Malzextraktlösung, so erhält man Sporidien, die untereinander nicht kopulieren können, wenn man sie nach dem Entstehen sofort auf Gelatine überimpft. Bei Testung gegen bekannte Sporidienstämme ergibt sich, daß die Sporidien auf der Gelatineplatte alle dem einen Geschlecht, und zwar dem A-Geschlecht angehören, obwohl aus einer Basidie A- und a-Geschlechter hervorgehen. Auf manchen Gelatinesorten sind jedoch auch a-Sporidien lebensfähig. Aus den A-Sporidien gehen größere, aus den a-Sporidien kleinere Sporidienkulturen hervor. Auf gewissen Gelatinen sind daher die a-Geschlechter nicht lebensfähig, was als ein sekundäres Geschlechtsmerkmal angesehen werden kann. Wahrscheinlich werden die a-Geschlechter durch Eiweißabbauprodukte der Gelatine aus der Gruppe der Peptone und Albumosen in ihrer Entwicklung gehemmt (Bauch 1922). Die gleichen Hemmungerscheinungen ruft Dinatriumphosphat hervor. Auf Agarkulturen erhält man keine Hemmungen des a-Geschlechtes und man findet unter den Sporidien die beiden Geschlechter im Verhältnis 1 : 1. Bauch (1927) beobachtete ferner, daß bei Kombinationen der Antherenbrand-Form von *Saponaria ocymoides* und *Dianthus deltoides* der aus den beiden kopulierten Sporidien hervorgehende Kopulationsschlauch stets nur bei einem bestimmten Geschlecht gebildet wird, während ihn das andere nicht zeigt. Dies läßt sich ebenfalls als sekundäres Geschlechtsmerkmal auffassen.

Bei einigen Brandpilzen ist ferner haploidparthenogenetische Entwicklung festgestellt worden, so z. B. bei *Ustilago Ischaemi* Fuck. (Boss 1927), bei *Entyloma Calendulae* und *Ent. Ranunculi* (Stempell 1935). Diese Pilze durchlaufen ihre ganze Entwicklung in der Haplophase. Auch die Brandsporen sind stets einkernig, und sie keimen wieder zu einkernigen Mycelien aus. Bei *Entyloma Calendulae* wurden jedoch auch zweikernige Mycelien und Brandsporen erhalten. Die Paarkernhyphen wiesen dann

Schnallen auf. Bei *Doassansia Alismatis* Cornu beobachtete Flerow (1924), daß außer durch Sporidienkopulation die Paarkernphase auch durch Kernteilung in den Sporidien zustandekommen kann. Dieser Branpilz dürfte daher monözisch sein.

Hinsichtlich der Geschlechterverteilung läßt sich nach den bisherigen Untersuchungen feststellen, daß die Brandpilze in erster Linie genotypische Geschlechterverteilung besitzen. *Doassansia Alismatis* scheint monözisch zu sein. Bei den Diözisten wurden verschiedene Kopulationsmodi gefunden. Im allgemeinen ist die Geschlechtsverteilung eine monohybride. Daneben wurde aber bei einer größeren Anzahl von Brandpilzen auch „dihybrider“ Erbgang der Geschlechterverteilung festgestellt, sogenannte „Multipolarität“. Bevor wir näher auf die Deutung der Befunde eingehen, wollen wir einige Beispiele der beobachteten Geschlechterverteilung kennenlernen.

Der sogenannte bipolare Typ mit den Geschlechtsfaktoren Aa kommt z. B. bei *Ustilago Avenae*, *Ust. grandis*, *Ust. Hordei*, *Ust. bromivora*, *Ust. Scorzonerae*, *Ust. perennans* vor. Kombiniert man die vier Sporen einer Basidie untereinander, so erhält man folgendes Schema:

	1	2	3	4
A	A	a	a	
1A	—	—	+	+
2A	—	—	+	+
3a	+	+	—	—
4a	+	+	—	—

Es sind unter den vier Sporidiengruppen also zwei Geschlechtergruppen vorhanden: Aa. Es können nur zwei Sporidien miteinander kopulieren, die nicht dem gleichen Geschlecht angehören, d. h. A nur mit a, nicht aber A mit A oder a mit a. Isoliert man eine große Zahl Sporen von verschiedenen Basidien, also verschiedenen Brandsporen, so findet man wieder das gleiche Verhalten, daß nämlich 50% der Sporen dem einen und 50% der Sporen dem anderen Geschlecht angehören. Dies ist aber nicht bei allen Brandpilzen der Fall. So hat Bauch bereits 1923 bei *Ustilago longissima* eine dritte Geschlechtsform der Sporidien nachgewiesen, wie folgendes Schema zeigt:

	1	2	3
A	A	a	A'
1A	—	+	+
2a	+	—	+
3A'	+	+	—

Die Sporidie 3 konnte also nicht nur mit den A-, sondern auch mit den a-Sporidien kopulieren, sie konnte also weder A noch a sein, sondern ein anderes Geschlecht, nämlich A'. Man kann mit gutem Recht annehmen, daß das Geschlechtsgen des Mycels 3 ein multiples Allel zu A oder a darstellt. Ob es durch Abwandlung von A oder a entstanden ist, läßt sich dabei nicht entscheiden. Sicher aber ist, daß es im Chromosom an der gleichen Stelle liegt wie A bzw. a, d. h. daß multipler Allelomorphismus vorliegt.

Hanna (1929) prüfte *Ustilago Zeae* von verschiedenen Herkünften auf ihr Geschlechtsverhalten und fand die in den beiden folgenden Tabellen wiedergegebenen Verhältnisse:

	1	2	3	4
1	—	—	+	+
2	—	—	+	+
3	+	+	—	—
4	+	+	—	—

1. Tetrade D<sub>1</sub> aus Italien und  
Tetrade B<sub>1</sub> aus Minnesota.

	AB	Ab	ab	aB
1	—	—	—	—
AB 1	—	—	+	—
Ab 2	—	—	—	+
ab 3	+	—	—	—
aB 4	—	+	—	—

2. Tetrade A<sub>1</sub> aus Minnesota.

Die erste Tetrade zeigt normales bipolares Schema. Dementsprechend muß den Sporidien 1 und 2 das Geschlecht A und den Mycelien 3 und 4 das Geschlecht a zu kommen. Hanna deutet allerdings die Befunde anders auf Grund der Verhältnisse der Tetrade  $A_1$  aus Minnesota. Hier kommen scheinbar vier Geschlechtsgruppen vor, was sich darin zeigt, daß die Spore 1 nicht, wie zu erwarten wäre, mit den Sporen 3 und 4 kopulieren kann, sondern nur mit der Spore 3. Hanna gibt daher den einzelnen Sporen die im Schema 2 eingezeichneten Formeln, er nimmt also dihybride Geschlechtsaufspaltung an mit den Faktoren AB und ab. Von Interesse ist noch ein weiterer Befund von Hanna, der im folgenden Schema wiedergegeben sei:

	AB AB ab ab			
	1	2	3	4
AB 1	—	—	+	×
AB 2	—	—	×	+
ab 3	+	×	—	—
ab 4	×	+	—	—

Tetrade  $C_2$  aus Minnesota.

Hier ergaben die mit  $\times$  bezeichneten Kombinationen der Sporen nur einige Gallen auf den Maiskolben, die Fertilität war hier also gemindert. Hanna gibt den einzelnen Sporen die eingezeichneten Formeln und glaubt, daß es sich um einen intermediären Fall zwischen mono- und dihybrider Erbgang des Geschlechtes handle, der Stamm also weder bipolar noch tetrapolar sei.

Bauch (1930) fand bei *Ustilago longissima* eigentümliche Verhältnisse, die sich denen der Tetrade  $C_2$  aus Minnesota bei *Ustilago Zeae* (Hanna) zur Seite stellen lassen. Aus dem Kopulationsprodukt der Sporen gehen je nach der Kombination verschiedengestaltige Keimschläuche hervor, sogenannte Suchfäden und sogenannte Wirrfäden. Beim Suchfadentyp geht aus dem Kopulationskanal oder aus einer der beiden Sporidien ein gerader Keimschlauch hervor, der sich durch Querwände zergliedert, wobei das Plasma mit den beiden Kernen vor der jüngsten Wand einhergetrieben wird. Beim Wirrfadentyp treiben die Sporidien meist mehrere Keimschläuche aus, die stark gewunden sind. Die Überwanderung der Protoplasten in den oder die Keimschläuche bleibt meist aus und in künstlicher Kultur ist damit die Entwicklung zu Ende. Kombiniert man die vier Sporidien einer Basidie miteinander, so erhält man folgendes Kombinationsschema:

	AB $A_1B_1$ $A_1B$ $AB_1$			
	1	2	3	4
AB 1	—	S	—	W
$A_1B_1$ 2	S	—	W	—
$A_1B$ 3	—	W	—	S
$AB_1$ 4	W	—	S	—

Bauch gibt den einzelnen Sporidien die im Schema eingezeichneten Formeln. Die Suchfadenbildung (S) tritt nach seiner Deutung dann ein, wenn die beiden Geschlechtsgene (A) der kopulierenden Sporidien voneinander verschieden sind (also AB und  $A_1B_1$  bzw.  $A_1B$  und  $AB_1$ ). Die Wirrfadenbildungen (W) treten auf bei Ungleichheit der B-Faktoren (also  $A_1B_1$  und AB bzw.  $A_1B$  und  $AB_1$ ) und Gleichheit der A-Faktoren (also bei AB und  $AB_1$ ;  $A_1B_1$  und  $A_1B$ ). Da bei Gleichheit der A-Faktoren Kopulation (Wirrfadenbildung) eintreten kann, so schreibt ihnen Bauch keinerlei Bedeutung für die Kopulation zu, er betrachtet sie als Sterilitäts-

faktoren. Was sind nun die A- und B-Faktoren? Bauch kommt 1930 zu der Auffassung, daß die B-Faktoren nach Knieps Ansicht kopulationsbedingende Faktoren sein könnten, die die Plasmogamie überwachen, während die A-Faktoren die Karyogamie steuern würden, also die Paarung der Chromosomen. Nach Brunswik (1924) haben die A- und B-Gene mit den Sexualgenen nichts zu tun und seien mit den Sterilitätsfaktoren mancher Phanerogamen zu vergleichen. Hartmann setzt die A- und B-Faktoren der *Hymenomyceten* (s. diese) den  $\alpha$ - und  $\gamma$ -Faktoren der höheren Pflanzen gleich, faßt sie also als echte Geschlechtsfaktoren auf (als Realisatorgene) und nimmt für beide Realisatoren eine Reihe von multiplen Allelen an, die sich quantitativ unterscheiden und so das komplizierte Bild der multipolaren Sexualität hervorrufen. Dieser Auffassung schloß sich der Verfasser auf Grund der Ergebnisse bei *Sordaria fimicola* an (Greis 1941). Wir werden am Schlusse der Besprechung der Sexualität noch näher auf die Sexual- und Sterilitätsgene der Pilze eingehen. Bauch hat sich eine ähnliche Auffassung erarbeitet und betrachtet die A-Gene der *Ustilaginaceae* ebenfalls als Sterilitätsgene und die B-Faktoren als Sexualgene, hält letztere aber nicht mit den  $\alpha$ - und  $\gamma$ -Genen für identisch. Auf Grund von Bastardierungsversuchen zwischen „bipolaren“ und „tetrapolaren“ Brandpilzen kommt er zu der Überzeugung, daß die Geschlechter A und B bei den einzelnen Arten nicht miteinander identisch sind. Er kreuzte eine Anzahl von Brandpilzen mit bipolarem Geschlechtsgang mit einigen tetrapolar spaltenden Brandpilzen und kam so zu einer Homologisierung der Geschlechter. Dabei ergab sich, wie Bauch schließt, „daß bei den bipolaren Arten Sexualfaktoren von ganz verschiedener Wertigkeit vorliegen, die nicht miteinander identifiziert werden können.“ Die Kombinationen zeigen folgendes Schema:

		<i>Ustilago</i>			<i>longissima</i>		<i>Schweinfurthiana</i>		<i>Panici</i>	
		0	1	2	0	2	0	1	0	1
<i>grandis</i>	A	0	—	+	+	—	+	—	+	
<i>bromivora</i>	A	2	+	+	—	—	—	—	—	
<i>Avenae</i>	A	2	+	+	—	—	—	—	—	
<i>perennans</i>	A	2	+	+	—	—	—	—	—	
<i>Hordei</i>	A	2?	—	—	—	—	—	—	—	
<i>grandis</i>	B	1	+	—	+	+	—	+	—	
<i>bromivora</i>	B	0	—	+	+	—	+	—	+	
<i>Avenae</i>	B	0	—	+	+	—	+	—	+	
<i>perennans</i>	B	3	—	—	—	—	—	—	+	
<i>Hordei</i>	B	0?	—	—	—	—	—	—	+	

Aus der Tatsache, daß bei den einzelnen Arten verschiedene, nicht miteinander identifizierbare Sexualfaktoren vorliegen, kann jedoch noch nicht der Schluß gezogen werden, daß die genetischen Grundlagen der Sexualität der Brandpilze und der *Hymenomycetes* sich aus dem Rahmen der Zweigeschlechtigkeit bei den übrigen Haplontionen herausheben. Zwischen den beiden Geschlechtern zweier Brandpilze oder zweier *Hymenomycetes* bestehen keine größeren Unterschiede als zwischen zwei Arten der übrigen Haplo- und Diplobionten überhaupt. Wenn sich die einzelnen Geschlechter bei Artenkreuzungen nicht miteinander decken, so überrascht dies keineswegs. Darauf beruht ja letzter Endes die Kreuzungsmöglichkeit zwischen verschiedenen Arten. Die Pilze, insbesondere auch die Brandpilze, fügen sich hierin völlig in das auch bei den übrigen Pflanzen und bei den Tieren gewohnte Bild, und es besteht kein Grund zu der Annahme, daß bei den Pilzen mehr als zwei Geschlechter vorkommen sollen. Vielmehr ist es erstaunlich, daß in solchem Umfange Artenkreuzungen bei den Brandpilzen möglich sind, was nur so zu erklären sein dürfte, daß verschiedene Brandpilzarten keine vollwertigen Arten, sondern etwa Kleinarten darstellen. Die Kreuzungsunfruchtbarkeit zwischen zwei Pilzen braucht durchaus nicht darauf zu beruhen, daß ihre Sexualgene so sehr verschieden sind, sondern es können rein physiologische Gründe sein, die mit der Sexualität überhaupt nichts zu tun haben. Wir werden noch sehen, daß kein Grund vorhanden ist, bei den *Hymenomycetes* und Brandpilzen andere Geschlechter an-

zunehmen als bei den anderen Organismen auch. Faßt man die A-Gene der sogenannten tetrapolaren Pilze als Sterilitätsfaktoren auf, wofür sich viele Gründe geltend machen lassen, so löst sich auch das scheinbar so komplizierte Bild der Multipolarität in ein normales monohybrides Geschlechtsschema auf.

Die Starrheit der Sexualgene (B) tritt auch in einer anderen Erscheinung deutlich zutage. So hat Bauch bei einer Reihe von Brandpilzen festgestellt, daß bei ihnen fast stets nur zwei Geschlechter vorkommen, also nur zwei Sexualgene. Durch quantitative Abwandlungen können in beschränktem Umfange mehrere „Geschlechter“ vorkommen, die sich als multiple Allelomorphe erklären lassen. Anders verhalten sich die A-Faktoren. Hier stellte Bauch bei verschiedenen Brandpilzen eine größere Zahl von A-Genen fest, wie folgende Zusammenstellung zeigt:

<i>Ustilago Zeae</i>	.	.	.	.	7	Sterilitätsgene (A)	und	2	Sexualgene (B)
<i>Sphacelotheca Schweinfurthiana</i>	.	2	"	"	2	"			
<i>Panici-miliacei</i>	.	2	"	"	2	"			
<i>Ustilago longissima</i>	.	8	"	"	3	"			
<i>" hypodites</i>	.	?	"	"	3	"			

Wie noch gezeigt werden wird, handelt es sich bei den A-Genen oder Sterilitätsfaktoren um rein physiologische Gene, die mit der Sexualität nichts zu tun haben, sondern irgendwelche bestimmte Lebensabläufe hemmen oder unmöglich machen und daher völlige oder teilweise (Wirrfaden) Unfruchtbarkeit der Kombinationen bedingen.

## II. Die Eubasidiomycetes.

Im folgenden seien nur die *Holobasidiomycetes* näher besprochen, während die *Auriculariales*, *Tremellales* und die *Dacryomycetales* nur wenig berücksichtigt werden, da sie in sexueller Hinsicht noch völlig ungenügend untersucht sind, die besser bekannten Formen aber sich in das bei den *Hymenomycetes* Bekannte einfügen. Die beiden ersten Reihen unterscheiden sich von den *Hymenomycetes* lediglich durch die Gestalt ihrer Basidien, die bei ihnen als Phragmobasidien, bei den *Hymenomycetes* und *Dacryomycetales* als Holobasidien ausgebildet sind. Hinsichtlich der Zytogamie stimmen sie (soweit heute bekannt ist) mit den *Hymenomycetes* überein. Bei beiden Gruppen liegt ausschließlich somatogame Hyphenkopulation vor.

Bei der Hyphenkopulation der *Eubasidiomycetes* lassen sich zwei Typen unterscheiden, der *Corticium-serum*-Typ (Lehfeld 1923) und der *Typhula-crythropus*-Typ (Lehfeld 1923). Mit dem letzteren Typ stimmt auch der von *Schizophyllum commune* (Hartnack 1931) und *Typhula Trifolii* (Noble 1937) überein. Die beiden Typen sind aber nicht streng auf verschiedene Formen beschränkt, sondern können bei ein und demselben Pilz vorkommen, wie z. B. bei *Solenia anomala* (Greis 1938 und 1942, Biol. Zentrbl. Bd. 62, S. 46—92).

Der einfachste Typ ist bei *Corticium serum* (Pers.) Fr. verwirklicht. Hier neigen schon die jungen Keimmycelien zur Kopulation, mitunter schon auf dem Einzellstadium. Zwei Hyphen wachsen aufeinander zu und verschmelzen. Ihre Kerne paaren sich. Aus der Kopulationszelle wächst ein Seitenzweig hervor, in den das Kernpaar einwandert (Fig. 132 A). Die Seitenhyphe wächst nunmehr unter Schnallenbildung und konjugierter Kernteilung weiter, und von ihr stammt das dikaryotische (sekundäre) Mycel ab. Das primäre, haploide Mycel ist bei diesem Pilz auf nur wenige Zellen beschränkt, sobald verschiedene geschlechtige Sporen nebeneinander ausgesät werden. Ähnlich dürften sich auch andere Pilze verhalten, mit dem Unterschied, daß nicht die Keimhyphen sofort kopulieren, sondern erst ältere Hyphen.

Etwas anders verhalten sich die Formen, die dem *Typhula*-Typ angehören (*Typhula erythropus* Fr. und *Typhula Trifoli Rostr.*). Hier sind die Hyphen erst später kopulationsfähig, wenn sie eine bestimmte Reife erreicht haben. Der von der einen Hyphe (A) in die andere (B) übergewanderte Kern paart sich nicht sofort mit einem Kern der Hyphe B, sondern er durchwandert erst mehrere Zellen des Mycels B, wobei die Querwände

der Hyphe B vorübergehend aufgelöst werden. Während der Wanderung teilt sich der eingewanderte Kern möglicherweise mehrmals. In mehreren Zellen der Hyphe B bleiben dann je ein Kern aus der Hyphe A und einer aus der Hyphe B gepaart zusammen und geben so den ersten dikaryotischen Zellen und damit dem aus ihnen hervorgehenden sekundären Mycel den Ursprung. Dieser Fall ist insofern interessant, als hier die Plasma-

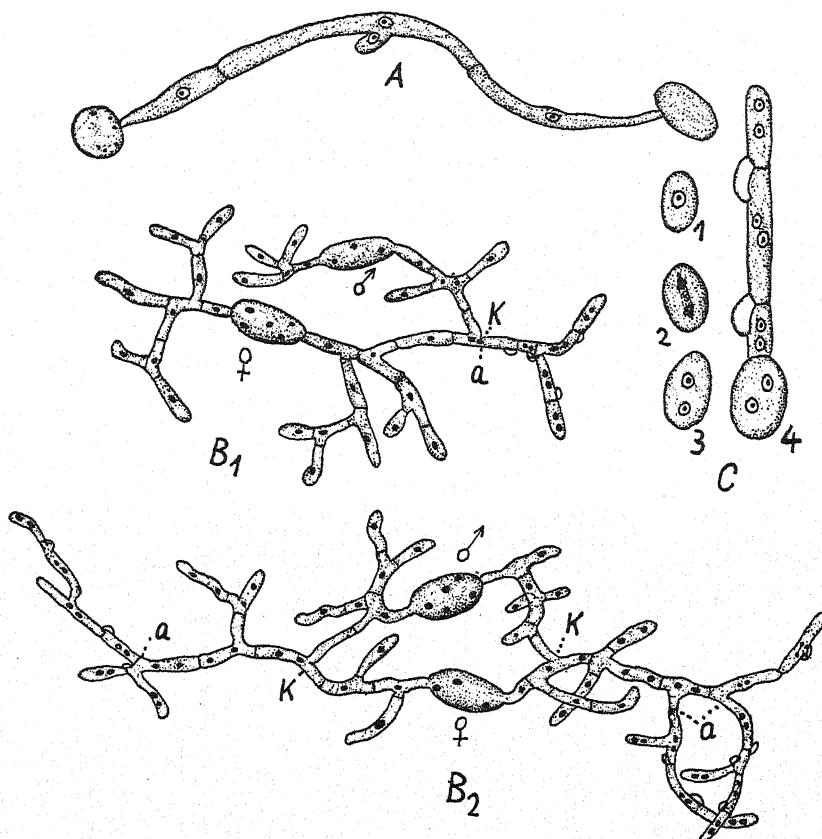


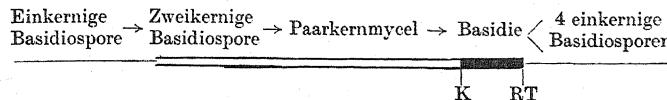
Fig. 132. A *Corticium serum* (Pers.) Fr. Verschmelzung zweier Keimhyphen, die beiden Kerne vor der crstern synchronen Teilung und vor der Schnallenbildung. B *Solenia anomala* (Pers.) Fr. 1 Kopulation zweier Mycelien von gleichzeitig ausgesetzten männlichen und weiblichen Sporen; das größere und früher gekeimte weibliche Mycel bildet sofort nach dem Übertritt des männlichen Kernes Paarkerne und Schnallen; 2 die weibliche Spore später ausgesetzt, das weibliche Mycel daher jünger, infolgedessen tritt nicht sogleich Paarkern- und Schnallenbildung ein, die beiden Kerne jeder Zelle des weiblichen Mycel paaren sich erst später, womit Schnallenbildung einsetzt (bei a), k Kopulationsstelle. C *Nidulariopsis melanocarpa* Greis, Sporenreifung (1-3) und Keimung der Sporen mit Schnallenmycel. (A nach Lehfeld, B nach Greis, C Original.)

verschmelzung nicht sofort die Kernpaarung bedingt, wie dies beim ersten Typ und bei den *Ascomycetes* der Fall ist. Der Geschlechtsvorgang ist bei den Formen des *Typhula*-Typs daher in drei Phasen zerlegt (während sonst bei den *Basidiomycetes* nur zwei Phasen zu unterscheiden sind), nämlich in die Zytogamie, die Kernpaarung und die Karyogamie, letztere in der Basidie. Ein tiefgreifender Unterschied ist dies allerdings nicht, wie die Beobachtungen an *Solenia anomala* (Pers.) Fr. zeigen (Greis 1942).

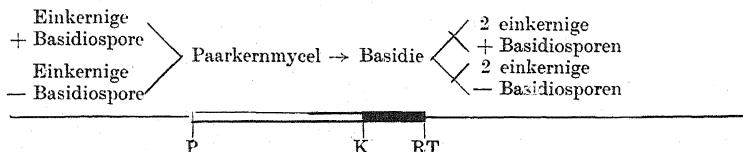
Hier gehen aus den Basidiosporen je nach dem Geschlecht verschiedene Haplo-mycelien hervor. Aus den männlichen Sporen entwickelt sich ein kleines nur wenige

Zellängen großes Mycel, das für sich im isolierten Zustande nicht lebensfähig ist (Fig. 132 B), während aus den weiblichen Sporen ein kräftiges, vielzelliges Mycel hervorgeht, das für sich isoliert wohl lebensfähig ist. Bringt man nun zwei Sporen entgegengesetzten Geschlechts zusammen, so kann man beobachten, daß die eine früher keimt als die andere und daß sie bei der Keimung der anderen, der männlichen, schon mehrere Hyphen gebildet hat (Fig. 132 B 1). Die keimende männliche Spore bildet einen kurzen Ast, der sofort mit einer Zelle des weiblichen Mycels verschmilzt. Der übergewanderte Kern paart sich sofort mit einem weiblichen, ohne erst Wanderungen in der weiblichen Hyphe zu unternehmen. Anders ist das Bild, wenn man die männliche Spore zuerst aussät. Aus ihr geht in einigen Tagen ein kurzer Keimschlauch hervor, der sich einige Male verzweigt. Gibt man rechtzeitig, bevor das männliche Mycel abstirbt, die weibliche Spore hinzu, so kopulieren eine oder mehrere Hyphen des männlichen Mycels sofort mit dem Keimschlauch des weiblichen Mycels; aber die aus dem männlichen in das weibliche Mycel übergewanderten Kerne paaren sich nicht sofort, sondern der männliche Kern teilt sich und seine Abkömmlinge werden auf die einzelnen Zellen des weiblichen Mycels verteilt, und erst später tritt dann Paarung je eines weiblichen und eines männlichen Kernes ein (Fig. 132 B 2). Wenn dies der Fall ist, dann hat das weibliche Mycel ungefähr die gleiche Größe erreicht, wie wenn man beide Sporen gleichzeitig aussät. In letzterem Falle keimen stets die weiblichen Sporen zuerst und das Mycel hat schon eine bestimmte Größe erreicht, wenn das männliche Mycel soeben entsteht. Man muß daraus den Schluß ziehen, daß die Kerne der weiblichen Mycelien eine bestimmte Reife erreicht haben müssen, wenn es zur Kernpaarung kommen soll. Die männlichen Kerne scheinen dieser Reife nicht zu bedürfen, da sie sowohl bei gleichzeitiger Aussaat der Sporen als auch bei späterer Aussaat sofort mit den weiblichen Kernen sich paaren können, nicht aber, wenn man die weiblichen Sporen später aussät.

Aus den bisherigen Ausführungen geht ferner hervor, daß die betreffenden *Basidiomycetes* getrenntgeschlechtig sein müssen. Bei einer sehr großen Anzahl von *Basidiomycetes* wurde in den letzten Jahrzehnten genotypisch bedingte Diözie nachgewiesen. Bei einer weiteren Anzahl wurde auch das Vorkommen von monözischer Geschlechtsverteilung festgestellt, die nicht genotypisch bedingt ist. Am meisten Interesse nehmen die diözischen *Basidiomycetes* in Anspruch, so daß wir uns im folgenden ausschließlich damit beschäftigen werden. Hinsichtlich der monözischen Formen sei nur einiges gesagt. Das Zustandekommen der Paarkernphase ist bei diesen Formen grundsätzlich das gleiche, nur ist der Zeitpunkt etwas verschieden. Im allgemeinen geht aus der Spore, die meist schon zweikernig wird (von der Basidie aber nur einen Kern erhält), ein Mycel hervor, das in den Zellen zwei oder mehrere Kerne enthält, die aber nicht zu Paaren angeordnet sind. Erst auf späteren Entwicklungsstadien finden wir dann in den Zellen Paarkerne vor, bei manchen Arten nur ein Kernpaar in der Zelle, bei anderen dagegen mehrere Paare. Bei diesen autogamen Formen entsteht die Paarkernphase demnach durch paarige Anordnung der Kerne, ohne daß eine Zellverschmelzung stattfindet. Bei einigen Formen kann die Paarkernigkeit schon sehr früh eintreten, so bei *Hypochnus terrestris* Kn. und bei *Nidulariopsis melanocarpa* Gr., bei denen die Sporen ebenfalls zweikernig werden. Bei den ersten Zellteilungen betragen sich die beiden in die Keimhyphe hinausgewanderten Kerne bereits als Paarkerne, so daß bei diesen Pilzen die Einkernphase (Haplophase) nur auf die Basidie beschränkt bleibt, vom Augenblick der vollzogenen Reduktionsteilung bis zum Auswandern der Kerne in die Sporen. In der Spore erfolgt sogleich Kernteilung, womit die Paarkernphase hergestellt ist (Fig. 132 C). Nach dem zytologischen Geschehen bei den monözischen *Basidiomycetes* bei der Sporenbildung können die beiden Sporenerne nur gleichgeschlechtig sein und die später zur Kernverschmelzung in der Basidie führende Verschiedengeschlechtigkeit kann nur phänotypisch bedingt sein. Die Ursachen für die phänotypische Geschlechtsdifferenzierung sind bei den Pilzen noch unbekannt. Das monözische dikaryotische Mycel kann genau so wie das diözische Schnallenbildung aufzeigen, und die Karyogamie findet ebenfalls in der Basidie statt. Die Entwicklung eines monözischen Basidiomyceten verläuft nach folgendem Schema:



Anders verläuft die Entwicklung der diözischen Basidiomyceten, für die folgendes Schema gilt:



Es ist jedoch zu betonen, daß auch bei den getrenntgeschlechtigen *Basidiomycetes* die Sporen durch eine Kernteilung innerhalb der Spore zweikernig sein können, daß also bei Vorliegen von einkernigen Basidiosporen noch nicht auf Getrenntgeschlechtigkeit geschlossen werden darf. Während bei den diözischen *Basidiomycetes* der erste Teil des Geschlechtsvorganges, die Zygogamie, vorhanden ist (P), kommt sie bei den monözischen Pilzen völlig in Wegfall und wir finden bei ihnen nur noch den zweiten Teil, die Karyogamie, verwirklicht.

## 1. Die Tremellales (*Auriculariales*, *Tremellales*, *Dacryomycetales*)

Während wir über die zytologischen Vorgänge bei der Basidienbildung der *Tremellales*<sup>1)</sup> durch die Untersuchungen von Neuhoff (1924) gut unterrichtet sind, sind unsere Kenntnisse über die Sexualität dieser Gruppe nur gering. Nur für *Sebacina calcea* Bres. konnte Kniep (1928) feststellen, daß in Einsporomyzellen keine Schnallen, in Mehrsporomyzellen aber Schnallen auftreten. Betrachtet man die Schnallenbildungsfähigkeit als hinreichendes Kriterium für einen abgelaufenen Sexualakt, so kann der Pilz als diözisch betrachtet werden. Der endgültige Beweis ist allerdings nur dann gegeben, wenn es gelingt, durch Aussaat zweier bestimmter Sporen reife Fruchtkörper zu erzielen, die wieder Basidiosporen hervorbringen, und wenn festgestellt ist, daß in den Basidien auch Kernverschmelzung stattfindet. Wie Untersuchungen bei anderen *Basidiomycetes* zeigen, kann nämlich die ganze Entwicklung in der Haplophase durchlaufen werden. Neben der Feststellung der Schnallen und dem Vorliegen einer Paarkernphase muß daher auch die Kernverschmelzung in der Basidie nachgewiesen sein, wenn man über die Geschlechtsbestimmung eines *Basidiomyceten* Klarheit erlangen will. Diesen Anforderungen entspricht fast keine der zahlreichen Untersuchungen über die Sexualität der *Basidiomycetes*.

Shear und Dodge (1925) erhielten aus Einsporenkulturen von *Pilacre faginea* B. et Br. Schnallenmycel und Basidien. Der Pilz ist daher offensichtlich monözisch. *Auricularia mesenterica* Fr. ist möglicherweise diözisch. Abgesehen von einigen anderen Angaben, die teilweise noch der Nachprüfung bedürfen, sind damit unsere Kenntnisse über die *Tremellales* erschöpft.

## 2. Hymenomycetes und Gastromycetes.

Hinsichtlich des Verlaufes der Zytogamie haben wir in der Einleitung zu den *Eubasidiomycetes* bereits alles Wissenswerte kennengelernt. Im folgenden wollen wir uns ausschließlich mit der Geschlechtsbestimmung und Geschlechterverteilung bei den Diözisten beschäftigen, da diese bei den *Hymenomycetes* sehr viel Interessantes bieten und die verschiedensten Deutungen erfahren haben. Die Geschlechtsbestimmung ist bei den *Hymenomycetes* (neben den *Ustilaginales*) die umstrittenste Frage bei den Pflanzen.

<sup>1)</sup> Die *Auriculariales* und *Tremellales* werden hier nur im Hinblick auf die Sexualvorgänge genannt, nicht in systematischer Beziehung!

überhaupt. Unter den zahllosen Untersuchungen können nur wenige berücksichtigt werden, und zwar jene, die die einzelnen Typen der Geschlechtsbestimmung wiederspiegeln. In diese Typen lassen sich alle anderen Befunde ohne weiteres eingliedern. Auch von den markanteren Untersuchungen können nur solche angeführt werden, die möglichst vollständig durchgeführt wurden. Die Deutung der Befunde der einzelnen Autoren wird in vielen Punkten wesentlich von der der betreffenden Autoren abweichen. Dies ist notwendig auf Grund der Ergebnisse vieler eigener Untersuchungen, die den Zweck hatten, die verwickelte Sachlage bei der *Hymenomyceten*-Sexualität einer einigermaßen befriedigenden Deutung zuzuführen (vgl. Greis 1941, 1942). Zunächst wollen wir an je einem Beispiel die wichtigsten Typen der Geschlechterverteilung besprechen, hierauf die wichtigsten Abweichungen an je einem Beispiel anführen und dann versuchen, die einzelnen Tatsachen auf einen gemeinsamen Nenner zu bringen.

#### A. Die monohybride Geschlechtsbestimmung (Bipolarität).

Brunswik (1924) isolierte aus einem Fruchtkörper von *Coprinus comatus* Fr. eine Anzahl von Basidiosporen und kombinierte die aus ihnen bei Einzelaufzucht erhaltenen Mycelien je paarweise in allen möglichen Kombinationen. Während die Einspormycelien keine Schnallen aufweisen, treten bei den Kombinationen solche auf, wenn zwei Mycelien entgegengesetzten Geschlechts kombiniert werden. Bei der Kombination von 10 Haplomycelien aus 10 Sporen ergab sich folgendes Bild (Schema A):

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+
2	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+
3	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+
4	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+
5	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
7	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
8	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
9	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
10	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—

Schema A.

	1	2	3	4
1	—	—	+	+
2	—	—	+	+
3	+	+	—	—
4	+	+	—	—

Schema B.

Wie aus dem Schema A ersichtlich ist, entstand bei der Hälfte der Kombinationen nach der Kreuzung der Mycelien ein dikaryotisches Mycel, bei der anderen Hälfte nicht. Es müssen daher zwei Gruppen von Haplomycelien vorhanden sein, von denen die eine dem einen (+), die andere dem anderen (—) Geschlecht angehört. Da auf Grund der Isogamie eine Entscheidung über die männliche bzw. weibliche Natur der Mycelien nicht möglich ist, so werden die beiden Mycelgruppen mit A und a oder mit + und — bezeichnet. Das Zahlenverhältnis der beiden Mycelgruppen läßt die Vermutung aufkommen, daß die Reduktionsteilung in der Basidie die Geschlechtsbestimmung vornimmt. Dies läßt sich auch nachweisen, wenn man die vier Sporen einer Basidie isoliert und gegeneinander testet, wie dies das Schema B zeigt. Von den vier Sporen gehören zwei dem + - und zwei dem — -Geschlecht an. Die beiden Geschlechter werden daher im Verhältnis 1 : 1 bei der Reduktionsteilung in der Basidie gebildet. Die Geschlechtsbestimmung kann daher nur eine genotypische sein. Da aus einer Basidie nur zwei Geschlechter hervorgehen, so spricht man von „bipolarer“ Geschlechtsbestimmung. Die Geschlechtsbestimmung beruht auf einem Faktorenpaar und der Erbgang der Geschlechterverteilung ist ein monohybrider, wie sich aus der Rückkreuzung der aus den vier Sporen einer Basidie hervorgehenden Mycelien mit den Elternmycelien darstellt. Monohybrider Erbgang der Geschlechterverteilung ist bei einer großen Anzahl von *Basidiomycetes* sichergestellt.

## B. Die „dihybride“ Geschlechtsbestimmung (Tetrapolarität).

Neben dem monohybriden oder bipolaren Typ wurde bei einer Anzahl von *Basidiomycetes* noch ein anderer festgestellt, bei dem statt der zwei Geschlechter anscheinend vier vorhanden sind. Man spricht dann von „Tetrapolarität“ und der Erbgang der Geschlechterbildung ist anscheinend ein dihybrider, wie er wenigstens in der Regel aufgefaßt wird. Tetrapolarität zeigt z. B. *Schizophyllum commune* Fr. und *Aleurodiscus polygonius* v. Höhn. et Litsch. (Kniep 1922). Die Kombination von 15 Einspormycelien ergab bei letzterem das im Schema C wiedergegebene Bild.

	I				II			III				IV			
	1	2	4	11	3	10	13	5	6	8	12	15	7	9	14
I	1	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
	2	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
	4	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
	11	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
II	3	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	13	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
III	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
IV	7	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
	9	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—
	14	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—

Schema C.

Beim Überblicken der Tabelle kommen vier „Geschlechtsgruppen“ zum Vorschein. Normalerweise hätte man erwarten müssen, daß die Gruppe I außer mit Gruppe II noch mit einer der beiden anderen Gruppen kopulierte, was aber nicht der Fall ist. Bei einer größeren Versuchsserie mit dem gleichen Pilz erhielt Kniep das Zahlenverhältnis I : II : III : IV = 1 : 1 : 1 : 1 (genau 50 : 54 : 52 : 54). Dieses Zahlenverhältnis erfordert die Annahme, daß zwei unabhängige Faktorenpaare in verschiedenen Chromosomen vorhanden sein müssen, nämlich AB, ab, Ab und aB. Nach Kniep reagieren nur solche Mycelien, die keinen Faktor gemeinsam besitzen. AB kann also nur mit ab, nicht aber mit Ab oder aB kopulieren, da es bei den beiden letzten Mycelien einen gemeinsamen Faktor besitzen würde, entweder AA oder BB. Die diploiden Basidienkerne müssen demnach die Formel AaBb besitzen, die bei der Reduktionsteilung entweder in AB und ab oder Ab und aB verteilt werden, wie sich bei den ebenfalls tetrapolar spaltenden Pilzen *Schizophyllum commune* und bei *Coprinus*-Arten u. a. zeigen ließ (Brunswik 1924; Mounce 1921, 1922; Hanna 1925 und die zahlreichen Untersuchungen von Vandendries). Isoliert man die vier Sporen einer Basidie eines tetrapolar spaltenden *Basidiomyceten*, so erhält man stets vier Mycelien, von denen z. B. die Mycelien der Sporen I und II mit denen der Sporen III und IV kopulieren können. Die vier Sporen einer Basidie können dabei entweder die Formeln AB, AB, ab, ab oder Ab, Ab, aB, aB haben. Stets bekommt man aus den vier Sporen einer Basidie nur zwei Geschlechter, nicht aber vier, wie beim Schema C, bei dem die Mycelien aus mehreren Sporen kombiniert wurden. Kombiniert man nun die vier Mycelien einer Basidie mit den vier Mycelien einer zweiten Basidie, so treten nunmehr wieder vier Geschlechtsgruppen in Erscheinung, was seinen Grund darin hat, daß zwei Basidien mit den Formeln AB, AB, ab, ab und Ab, Ab, aB, aB isoliert wurden. Isoliert man aber zufällig die Sporen von zwei Basidien mit den Formeln AB, AB, ab, ab und AB, AB, ab, ab, so werden nicht vier Mycelgruppen, sondern nur zwei erhalten. Das gleiche geschieht, wenn man zufällig solche Basidien mit den Formeln Ab, Ab, aB, aB und Ab, Ab, aB, aB isoliert. Dies sollen die Schemata D, E und F klarmachen.

	AB	AB	ab	ab
AB	—	—	+	+
AB	—	—	+	+
ab	+	+	—	—
ab	+	+	—	—

Schema D. (Basidie a)

	Ab	Ab	aB	aB
Ab	—	—	+	+
Ab	—	—	+	+
aB	+	+	—	—
aB	+	+	—	—

Schema E. (Basidie b)

	a				b			
	AB	AB	ab	ab	Ab	Ab	aB	aB
a	(AB)	—	—	+	+	—	—	—
	(AB)	—	—	+	+	—	—	—
	ab	+	+	—	—	—	—	—
	ab	+	+	—	—	—	—	—
b	(Ab)	—	—	—	—	—	—	+
	(Ab)	—	—	—	—	—	+	+
	aB	—	—	—	—	+	+	—
	aB	—	—	—	—	+	—	—

Schema F. (Basidie a + b)

Während die Basidien a und b bei Kombination der vier Sporen einer jeden unter sich stets nur zwei Reaktionsgruppen ergeben, nämlich bei der Basidie (a) AB und ab und bei der Basidie (b) Ab und aB, ergeben die acht Mycelien beider Basidien kombiniert vier Gruppen von Reaktionen, nämlich AB und ab, sowie Ab und aB, da in den zwei Basidien diese vier Gruppen von Sporen gebildet werden. Anders verhalten sich die Mycelien, wenn man die acht Mycelien aus den acht Sporen zweier Basidien kombiniert, denen die Formeln Ab und aB bzw. AB und ab zukommen. Dann treten vier Reaktionsgruppen auf. Die Basidien a und b können nur dann die ihnen zugewiesenen Sporen aufweisen, wenn die Reduktionsteilung im ersten Teilungsschritt stattfindet. Auf Grund von Ergebnissen bei *Hypholoma fasciculare* Huds. (Funke 1924) und anderen Hutpilzen muß geschlossen werden, daß die Reduktion auch im zweiten Teilungsschritt des Zygotenkernes in der Basidie ablaufen kann, wie wir dies schon bei den *Ascomycetes* gesehen haben (z. B. bei den diözischen Rassen von *Sordaria fimicola*). In diesem Falle können aus einer Basidie zwei oder vier „Geschlechter“ hervorgehen, wie folgende Aufstellung zeigt:

1.	AaBb	AaBb	AaBb	AaBb	2.	AaBb	AaBb	AaBb	3.	AaBb	AaBb	AaBb	AaBb
	AaBb	AaBb	AB	ab		AB	ab	Ab		Ab	aB	Ab	aB
	AB	ab	AB	ab		AB	ab	Ab		Ab	aB	Ab	aB

Beim ersten Teilungsschritt entstehen wieder diploide Kerne, die die gleiche Formel besitzen wie ihr Mutterkern, nämlich AaBb. Beim zweiten Teilungsschritt können alle möglichen Fälle eintreten, je nachdem, welche homologen Chromosomen getrennt werden, und je nachdem, ob in beiden Zygotenkernen, die aus dem ersten Teilungsschritt hervorgingen, die gleichen Homologen getrennt werden (wie bei 3) oder verschiedene (wie bei 2). Im Falle 1 und 3 ergeben sich nur zwei Sporentypen, im Falle 2 jedoch vier Typen. Noch komplizierter wird die Sachlage, wenn bei einem und demselben Pilz die Reduktionsteilung sowohl der erste wie der zweite Teilungsschritt sein kann, wie Newton (1926) bei *Coprinus lugopus* (= *fimetarius*?) Fr. feststellte, indem sie bei der Sporenannahme von den Basidien die Lage der Sporen an den Basidien notierte. Eine bestimmte Gesetzmäßigkeit darin, wieviele Basidien im ersten und wieviele im zweiten Teilungsschritt reduzieren, wie dies Newton annimmt, läßt sich jedoch nicht feststellen. Die Umweltbedingungen scheinen den Modus weitgehend zu beeinflussen.

Weitere Komplikationen ergeben sich darin, daß sich zeigte, daß ein bestimmter Pilz einer Herkunft A nach dem bipolaren Typ, der gleiche Pilz von der Herkunft B

nach dem tetrapolaren Typ spalten kann. So fand Kniep (1920), daß *Hypholoma fasciculare* tetrapolare Geschlechterverteilung besitzt; Vandendries (1923) fand bei dem gleichen Pilz jedoch bipolare Geschlechterverteilung, während Funke (1924) wiederum Tetrapolarität feststellte. Für diese Erscheinung sind an sich zwei Erklärungen möglich: Es könnte sich tatsächlich um einen tetrapolar spaltenden Pilz handeln, wobei aber bei der Rasse, die Vandendries vorlag, die Basidienbildung in allen Fällen stets nach einem bestimmten Modus verlief, so daß immer nur AB- und ab-Sporen oder immer nur Ab- und aB-Sporen entstanden, nie aber AB und ab bzw. Ab und aB. Es ist aber noch eine andere Erklärung möglich; und damit kommen wir auf die Frage, ob es tatsächlich vier Geschlechter geben kann, wie die tetrapolar spaltenden Pilze dem Anscheine nach zeigen, d. h. auf die Frage, ob die Geschlechterverteilung ein dihybrider Erbgang ist, oder ob er stets ein monohybrider ist, auch bei den anscheinend dihybriden *Hymenomycetes*, ob also ein oder zwei Faktorenpaare die Geschlechtlichkeit der *Hymenomycetes* mit Tetrapolarität bestimmen. Zugleich erhebt sich damit die Frage nach dem Wesen der Faktoren A und B, die uns schon bei den *Ustilaginales* beschäftigt hat.

Schon bei den Brandpilzen sahen wir, daß bei den Formen, die mehr als zwei Mycelgruppen hinsichtlich der Sexualität aufweisen, leicht ein rein bipolarer Typ in Erscheinung treten kann, wenn ganz geringfügige Unterschiede bei der Kopulation nicht beachtet werden. Berücksichtigt man z. B. bei *Ustilago longissima* die beiden Kopulationstypen, den Such- und den Wirrfadentyp nicht, so zeigt sich, daß bei der Kombination von vier Sporidien in acht Fällen Kopulation eintritt, in anderen acht nicht, d. h. daß ein bipolares Schema zutage tritt. Untersucht man aber die Kopulationsprodukte näher, so stellt sich heraus, daß normale Kopulation nur in vier Fällen eintritt (Suchfadenbildung), während die anderen vier Kopulationen unvollkommen verlaufen (Wirrfadenbildung). Letztere sind nicht infektionstüchtig, wenn sie auf die Wirtspflanze überimpft werden. Da nur vier Kombinationen normal verlaufen und infektionstüchtige dikaryotische Mycelien ergeben, so müssen offenbar zwei Faktoren-paare die Kopulation steuern, nämlich Aa und Bb (oder AA<sub>1</sub> und BB<sub>1</sub>). Was sind nun diese beiden Faktorenpaare? Auch konnte zeigen, daß bei Gleichheit im A-Faktor die Wirrkopulationen auftreten, daß aber Kopulationen bei Gleichheit im B-Faktor nicht möglich sind. Er konnte ferner feststellen, daß in den Kopulationsprodukten mit gleichen AA- oder aa-Faktoren die Protoplasten geschädigt waren, daß große Vakuolen und nur wenig wandständiges Plasma vorhanden waren, sodaß die Zellen fast leer erschienen; schließlich wächst der Kopulationsfaden (Wirrfaden) überhaupt nicht mehr weiter, sondern stirbt ab. Ferner nahmen die Wirrfäden leicht Methylenblau auf und speicherten es, was die normalen Suchfäden nicht taten. Wir wissen, daß Methylenblau von normalen lebensfähigen Zellen nicht gespeichert wird, sondern nur von absterbenden oder geschädigten. Aus diesen Befunden läßt sich schließen, daß die A-Faktoren Sterilitätsgene (S-Gene nach Greis 1941) sind, die mit der Sexualität nichts zu tun haben, sondern rein physiologische Gene sind, die im homozygoten Zustande schwere Schädigungen in der Zelle hervorrufen und so — wie bei *Ustilago longissima* — zur Sterilität führen.

Greis (1941) hat Sterilitätsgene bei diözischen *Sordaria*-Rassen nachgewiesen, die im homozygoten Zustande die Auflösung der die Antheridien und Ascogone trennenden Wände verhindern. Es konnten weitgehende Beweise dafür erbracht werden, daß ein Enzym, das die trennenden Wände löst, bei homozygoter Anwesenheit eines Sterilitätsfaktoren-paares (E bzw. e-Gen) nicht gebildet wird, so daß zwischen den betreffenden Mycelien absolute Sterilität die Folge ist. Bei *Sordaria fimicola* kann es zum Austausch der Sterilitätsgene kommen, so daß zwei Mycelien, die vor dem Austausch nicht kopulieren konnten, nach dem Austausch normal kopulieren können und reife Fruchtkörper liefern. Bei Vorhandensein der Sterilitätsfaktoren im homozygoten Zustande tritt bei *Sordaria* ebenfalls ein tetrapolares Schema zutage. Geht der eine der beiden homozygoten Sterilitätsfaktoren (entweder E oder e) in einem der kombinierten Mycelien verloren oder wird er durch Austausch durch den anderen ersetzt, so sind die beiden Mycelien fertil. Bei diesem Pilz war die Analyse der Sterilitätsfaktoren, die eine scheinbare Tetrapolarität bei manchen Stämmen verursachten, leicht durchzuführen, da männliche und weibliche Mycelien ohne weiteres unterschieden werden konnten. Bei

*Sordaria* sind zwei Geschlechtsfaktoren  $\alpha$  und  $\gamma$  vorhanden, die über das Geschlecht eines Mycels entscheiden. Mit ihnen können zwei Sterilitätsfaktoren (S und s) zusammenwirken, so daß bestimmte mit ihnen behaftete männliche und weibliche Mycelien, die sie im homozygoten Zustande besitzen, nicht miteinander kopulieren können, obwohl es sich um ein Männchen und ein Weibchen handelt. Die Sterilitätsgene haben auch hier nichts mit den Geschlechtsgenen zu tun.

In anderen Fällen, so bei *Coprinus* (Brunswik 1924), handelt es sich bei den Sterilitätsfaktoren um wieder andere Gene, die z. B. Kernschädigungen verursachen, oder die schwere Fruchtkörpermißbildungen bedingen, oder die das Aufspannen des Hutes bei Hutpilzen verhindern und so Sterilität hervorbringen. Die Sterilitätsgene (die A-Gene der meisten Autoren, = S-Gene Greis) sind keine Geschlechtsgene, sondern verschiedene physiologische Gene, die schwere Ausfälle oder Mißbildungen hervorrufen und so zur Sterilität der betreffenden Verbindung führen. Sie scheiden daher für die Sexualität völlig aus, wenn sie diese auch entscheidend beeinflussen können. So bleiben für das Geschlecht nur noch zwei Faktoren übrig, B und b. Dies besagt aber nichts anderes, als daß es auch bei den Pilzen nur zwei Geschlechter gibt, ein + - und ein — -Geschlecht, bzw. ein männliches und ein weibliches, aber keine weiteren. Auch hat eine Reihe von A- bzw. S-Genen bei *Ustilago*-Arten festgestellt (bis 9 verschiedene), Greis (1942) bei *Solenia anomala* 6 S-Gene. Es fragt sich nun, ob auch mehr als zwei B-Faktoren vorkommen.

Bei einer Reihe von *Hymenomycetes* wurden Kopulationen zwischen zwei Mycelien festgestellt, die im B-Faktor übereinstimmten, also BB oder bb waren. Da beide Faktoren Geschlechtsfaktoren sind, so trat Kopulation zwischen zwei Mycelien des gleichen Geschlechts ein. Man spricht hierbei von sogenannten „illegitimen“ oder „Durchbrechungs“-Kopulationen.

### C. Durchbrechungskopulationen.

Ausnahmen von den zu erwartenden Reaktionen können, wie im vorigen geschildert wurde, im A- oder a-Faktor (S- oder s-Faktor) stattfinden und erweisen sich als durch Sterilitätsfaktoren bedingte Ausnahmen. Ausnahmen können sich aber auch bei Kombinationen zeigen, wenn der B- oder b-Faktor den kombinierten Mycelien gemeinsam ist, also bei gemeinsamem Geschlechtsfaktor (Kopulationsfaktor nach Kniep). Die letzteren Ausnahmen unterscheiden sich von den ersten nicht nur durch den gemeinsamen Besitz des B- oder b-Faktors, sondern zugleich durch die Verschiedenheit des A- oder a-Faktors. Kniep (1928) hatte schon angenommen, daß nach den Versuchsergebnissen die B- und b-Gene um einen mittleren Wert schwanken. Den gleichen Gedankengang, wenn auch etwas modifiziert, hatte auch Hartmann geäußert. Nur bei einer solchen Annahme war an eine relative Sexualität zu denken. Die beiden Gene müssen offensichtlich voneinander einen gewissen „Abstand“ hinsichtlich ihrer Stärke (Valenz) besitzen, damit sie überhaupt reagieren, d. h. als männlich und weiblich bzw. als + und — fungieren können, etwa nach dem folgenden Schema:

$\alpha'''$	$\alpha''$	$\alpha$	$\alpha'$	$\gamma'$	$\gamma$	$\gamma''$	$\gamma'''$
B'''	B''	B	B'	b'	b	b''	b'''
20	20	20	20	20	20	20	20



Es sind nach dem Schema von jedem Faktor eine Reihe von quantitativen Abänderungen vorhanden. In Fällen, wo auf Grund äußerer Merkmale die beiden Geschlechter verschieden sind, wie z. B. bei *Sordaria fimicola*, lassen sich die Faktoren B und seine Abstufungen als  $\alpha$  und dessen Abstufungen und b als  $\gamma$  und dessen Abstufungen erkennen. Bei isogamen Formen ist dies allerdings nicht der Fall, so daß nicht entschieden werden kann, welchen Mycelien der B- bzw.  $\alpha$ - und welchen der b- bzw.  $\gamma$ -Faktor zuzuschreiben ist. Die Zuteilung der Symbole bleibt dann Geschmacksache. Damit ist schon gesagt, daß die B- und b-Faktoren nichts weiter als die Realisatoren darstellen (Greis 1941).  $\alpha$  und  $\gamma$  (B und b) haben voneinander einen mittleren Abstand hinsichtlich ihrer Valenz (im Schema den willkürlichen Einheitswert 60).

Dieser darf nicht zu klein und nicht zu groß sein, wie sich aus der Kombination zahlreicher Zwischenstufen ergab (Greis 1941). Unterschreitet er einen bestimmten Wert, so können zwei Mycelien, obwohl sie Männchen und Weibchen sind, nicht mehr miteinander kopulieren. Da die Valenzen normaler Weibchen und Männchen einen mittleren Abstand voneinander besitzen, so ist klar, daß beim Weibchen nach unten und beim Männchen nach oben (in Gegenrichtung zu den Pfeilen) der minimale Unterschied eher erreicht ist als der maximale Unterschied (in Richtung der Pfeile). Tatsächlich zeigt sich in den Experimenten, daß ein Männchen mit dem Gen  $\alpha'''$  z. B. mit dem Weibchen  $\gamma''$  noch voll und mit dem Weibchen  $\gamma'''$  noch gemindert fertil kopulieren kann. Nicht aber können Männchen mit dem Gen  $\alpha'$  mit Weibchen mit dem Gen  $\gamma'$  kopulieren, da der minimale Unterschied in der Geschlechtlichkeit unterschritten ist. Auch Männchen mit dem Gen  $\alpha'$  können mit Weibchen mit dem Gen  $\gamma$  nur ganz gering kopulieren und die Ascii bleiben meist in der Entwicklung stecken; das gleiche beobachtet man bei Kopulationen zwischen  $\alpha$ -Männchen und  $\gamma'$ -Weibchen. Der Unterschied der Valenzen der Realisatoren muß also mindestens den Wert 40 erreichen, wenn eine Verbindung überhaupt möglich sein soll, und mindestens 60, wenn eine gute Fertilität einer Verbindung gewährleistet werden soll. Er kann aber auch den maximalen Wert von 120 erreichen und noch gute Fertilität ergeben, während bei einem Wert von 140 die Fertilität bereits nachläßt.

Bei einigen *Basidiomycetes* wurden sogar Verbindungen z. B. zwischen zwei Mycelien beobachtet (Schnallenbildung), wenn sich die beiden Mycelien nur um den Wert 20 unterschieden. So konnten in einem Versuch von Brunswik (1924) bei *Coprinus picaceus* Mycelien mit den Genen  $\alpha$  und  $\alpha'$  Schnallen bilden. Aber fertile Fruchtkörper wurden nicht erhalten. Ebenso verhielten sich Kombinationen mit den Genen  $\gamma$  und  $\gamma''$ , wie folgendes Schema G zeigt:

	$\alpha S$	$\gamma S$	$\gamma' S$	$\alpha's$	$\alpha S$	$\gamma S$	$\gamma' S$	$\alpha's$	$\alpha's$	$\alpha S$	$\gamma'' S$	$\gamma''' S$	$\alpha S$	$\gamma'' S$	$\alpha S$	$\alpha S$	$\alpha S$	
	AB	Ab	Ab	aB	AB	AB	ab	Ab	aB	aB	AB	Ab	Ab	AB	ab	AB	aB	aB
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	30	32	37	39	42	43	48	50
$\alpha S$ AB	—	—	—	D	—	—	+	—	D	D	—	—	—	—	+	—	—	—
$\gamma S$ ab	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	D	D	+	—	+	—	—
$\gamma' S$ Ab	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	D	—	+	+	+

Schema G.

Die mit D bezeichneten Kopulationen traten wider Erwarten ein und wurden als sogenannte „Durchbrechungskopulationen“ bezeichnet. Scheinbar konnten Mycelien mit den Genen  $\alpha$  und  $\alpha'$ , d. h. Individuen des gleichen Geschlechts (Männchen) kopulieren, aber ihre Verbindungen waren unfruchtbar, ebenso die Verbindungen  $\gamma$  und  $\gamma''$ . In der Tabelle sind die Bezeichnungen Brunswiks (AB usw.) und die Formeln nach Greis ( $\alpha\gamma$ ) eingesetzt. Einen ähnlichen Fall verwirklicht *Solenia anomala* (Greis 1938, 1942), wie das Schema H zeigt.

	$\alpha$	$\alpha'$	$\alpha$	$\gamma$	$\gamma'$	$\gamma''$	$\gamma'''$	
	1	3	4	5	9	10	13	15
$\alpha$ 1	—	—	—	+	+	+	!	+
$\alpha$ 3	—	—	—	+	+	+	!	+
$\alpha'$ 4	—	—	—	D	+	+	+	+
$\alpha$ 5	—	—	D	—	+	+	×	+
$\gamma$ 9	+	+	+	+	—	—	—	—
$\gamma$ 10	+	+	+	+	—	—	—	—
$\gamma'$ 13	!	!	!	+	×	—	—	—
$\gamma$ 15	+	+	+	—	—	—	—	—

Schema H.

Bei *Solenia* war es möglich, auf Grund sekundärer Geschlechtsmerkmale (verschiedene Wuchsgeschwindigkeit der Mycelien), die sich durch die Generationen hindurch über die Sporen vererbten, die beiden Geschlechter zu unterscheiden. Dem langsamer wüchsigen Mycel wurde männlicher, dem schneller wüchsigen weiblicher Charakter zugeschrieben, auf Grund der Beobachtung, daß immer nur Kernübertritt aus dem langsamer wachsenden in das schneller wachsende Mycel eintrat, nie umgekehrt. Das Kerne empfangende Mycel bezeichnet man aber stets als das weibliche. Es liegt daher hinsichtlich des Kernübertrittes und der morphologischen Verschiedenheit der Mycelien Anisogamie vor, was bei *Basidiomycetes* selten der Fall ist. Mycel 4 ist ein schwaches nach der Weibchenseite hin mutiertes Männchen, Mycel 13 ein schwaches, nach der Männchenseite hin mutiertes Weibchen. Die Mycelien 1 und 3 sind, da sie mit dem schwachen Weibchen 13 gering fertil sind (mit ! bezeichnet) offensichtlich auch abgeänderte, und zwar nach der Pfeilrichtung des Schemas hin mutierte Männchen, aber noch nicht nach  $\alpha'$  abgeändert, da letztere Mycelien (4) mit 13 voll fertil kopulieren können.

Wie für die *Ascomycetes* (*Sordaria*; Greis 1941) konnte nunmehr auch für die *Basidiomycetes*, speziell *Hymenomycetes*, das Vorkommen von Sterilitätsfaktoren nachgewiesen und für die Erscheinung der „Durchbrechungskopulationen“ das Vorliegen mehrerer Allele der Realisatoren verantwortlich gemacht werden (Arbeit erschienen im Biol. Zentralblatt 62, 1942, 46—92, Greis, Relative Sexualität und Sterilitätsfaktoren bei den Hymenomyceten *Solenia*). Bei *Solenia anomala* (Pers.) Fr. sind in einer bestimmten Herkunft die männlichen und weiblichen Mycelien im Wuchs und in der Kernabgabe deutlich als Männchen und Weibchen unterscheidbar. Die männlichen Mycelien sind in Einsporkulturen nur wenige Tage lebensfähig und wachsen nur sehr langsam. Dann sterben sie ab, wenn sie nicht mit weiblichen Mycelien kombiniert werden. Die weiblichen Mycelien sind dagegen gut wachstumsfähig und in Einsporkulturen unbeschränkt lebensfähig. Kombiniert man ein weibliches und ein männliches Mycel, indem man zwei Sporen gegenüber in einer Petrischale mit Nähragar aussät, so treten beide Mycelien in Kopulation, und aus dem kleinen Mycel tritt an den Hyphenanastomosen je ein Kern in eine Zelle des gutwüchsigen Mycels über, nie umgekehrt, woraus hervorgeht, daß das kleinwüchsige, für sich allein nicht lebensfähige, Mycel männlich ist, weil es Kerne abgibt und das großwüchsige Mycel weiblich ist, weil es die Kerne empfängt (vgl. Fig. 132 B).

Bei diesem Pilze wurden viele Mycelien und Tetraden aufgefunden, die entgegen dem bei diesem Pilze vorliegenden bipolaren Sexualtyp miteinander kombiniert ein tetrapolares Bild ergeben. Es wurde eine Reihe solcher Mycelien gesammelt und gegenseitig kombiniert und mit normalen Männchen und Weibchen, die sich bipolar verhalten, getestet. Dabei ergab sich, daß die Tetrapolarität durch Sterilitätsfaktoren bedingt ist. Insgesamt wurden 5 Sterilitätsfaktoren sicher nachgewiesen und ein sechster wahrscheinlich gemacht. Haben zwei kombinierte Mycelien (je ein Männchen und ein Weibchen) einen Sterilitätsfaktor (S- oder s-Faktor) gemeinsam, so können sie, obwohl entgegengesetzten Geschlechts, nicht miteinander kopulieren, wenn die betreffenden Ss-Faktoren solche Faktoren sind, die die Plasmogamie verhindern (P oder p); oder sie können zwar kopulieren und auch Schnallen bilden, aber keine Fruchtkörper hervorbringen, wenn die beiden Faktoren nämlich U oder u sind; oder sie können zwar kopulieren, Schnallen und normale Fruchtkörper erzeugen, aber keine Basidien bilden, wenn nämlich die Faktoren B oder b sind; oder sie können kopulieren, Schnallen und Fruchtkörper mit Basidien erzeugen, aber die Basidien sind nicht lebensfähig, sondern mißgebildet, wenn nämlich die Faktoren D oder d vorhanden sind; oder Kopulation, Schnallen-, Fruchtkörper- und Basidienbildung verläuft normal, aber die Kerne gehen in den Basidien zugrunde und verschmelzen nicht, so daß auch keine Sporen gebildet werden, wenn nämlich die Faktoren K oder k vorhanden sind. Dementsprechend sind alle Kombinationen der Formeln PP, pp, UU, uu, BB, bb, DD, dd, KK und kk steril, da bei Homozygotie dieser Faktoren lebenswichtige Prozesse gestört werden, wodurch völlige Sterilität hervorgerufen wird. Dagegen sind KU-, ku-, PU-, pu- usw. Verbindungen fertil, woraus hervorgeht, daß die einzelnen Sterilitätsfaktoren voneinander verschieden sind. So sind z. B. alle Männchen, die K oder k besitzen, mit den Weibchen der eigenen Tetrade, die einen der beiden Faktoren mit ihnen homozygot besitzen, steril,

dagegen die K- und k-Männchen mit den P-, p-, U-, u-, B-, b-, D- und d-Weibchen fertil, wie die folgende Tabelle zeigt:

	$\alpha K$	$\alpha k$	$\gamma k$	$\gamma K$	$\gamma P$	$\gamma p$	$\gamma U$	$\gamma u$	$\gamma B$	$\gamma b$	$\gamma D$	$\gamma d$
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
$\alpha K$ 1	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
$\alpha k$ 2	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$\gamma k$ 3	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$\gamma K$ 4	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Die Mycelien 1 und 2 sind Männchen mit dem Sterilitätsfaktor K bzw. k, die Mycelien 3—12 sind Weibchen mit verschiedenen Sterilitätsfaktoren K, P, U, B und D bzw. deren Allelen k, p, u, b und d. Der positive Ausfall der Kombinationen Männchen 1 und 2 und der Weibchen 5—12 zeigt, daß die einzelnen Ss-Faktoren voneinander verschieden sein müssen. Ein weiterer Sterilitätsfaktor liegt mit hoher Wahrscheinlichkeit noch vor, der zwar an sich die gleichen Erscheinungen wie die PP-Faktoren hervorruft, aber mit sicheren PP-Faktoren, mit denen er an sich Kopulationen im homozygoten Zustand überhaupt verhindern sollte, noch Kopulationen zuläßt, aber keine fertilen Fruchtkörper ergibt.

Außerdem wurden bei *Solenia anomala* noch verschiedene schwache, starke, extrem starke Weibchen und starke Männchen beobachtet, deren Vorkommen sich nur mit der Theorie der relativen Sexualität im Sinne Hartmanns erklären läßt. Die folgende Tabelle zeigt die Kombination solch abnormer Weibchen untereinander:

	$\gamma W_2$	$\gamma W_4$	$\gamma W_8$	$\gamma W_{10}$	$\gamma W_{14}$	$\gamma W_{16}$	$\gamma^{++} W_{16}$	$\gamma^+ W_{18}$	$\gamma^- W_{31}$
$\gamma W_2$	-	-	-	-	-	$\Sigma$	-	-	-
$\gamma W_4$	-	-	-	-	-	$\Sigma$	-	-	-
$\gamma W_8$	-	-	-	-	-	$\Sigma$	-	-	-
$\gamma W_{10}$	-	-	-	-	-	$\Sigma$	-	-	-
$\gamma W_{14}$	-	-	-	-	-	$\Sigma$	-	-	-
$\gamma^{++} W_{16}$	$\Sigma$	$\Sigma$	$\Sigma$	$\Sigma$	$\Sigma$	-	-	+	-
$\gamma^+ W_{18}$	-	-	-	-	-	-	-	$\Sigma$	-
$\gamma^- W_{31}$	-	-	-	-	-	+	$\Sigma$	-	-

- = keine Reaktion; + = reife Fruchtkörper;  $\Sigma$  = Kopulation und Schnallenbildung.

Die Weibchen  $W_2$ — $W_{14}$  sind normale Weibchen mit dem Realisator  $\gamma$ . Weibchen  $W_{16}$  ist ein extrem starkes Weibchen mit dem Realisator  $\gamma^{++}$ ;  $W_{18}$  ein einfache starkes Weibchen mit dem Realisator  $\gamma^+$  und Weibchen  $W_{31}$  ein schwaches Weibchen mit dem Realisator  $\gamma^-$ . Entsprechend können die Weibchen  $W_2$ — $W_{14}$  untereinander nicht reagieren, weil ihre Realisatoren die gleichen Valenzen besitzen, die voneinander den Abstand 0 haben. Der Valenzunterschied zwischen den normalen Weibchen  $W_2$ — $W_{14}$  und dem extrem starken Weibchen beträgt 40—59 und die normalen Weibchen können daher mit dem extrem starken Weibchen  $W_{16}$  kopulieren und Schnallen bilden, aber keine reifen Fruchtkörper, da hierzu ein Valenzunterschied von mindestens 60 Einheiten nötig ist (vgl. die Originalarbeit).  $W_{31}$  ist ein schwaches Weibchen und kann bei einem Valenzunterschied von 60—79 mit dem extrem starken Weibchen  $W_{16}$  reife Fruchtkörper hervorbringen, mit dem einfach starken Weibchen  $W_{18}$  bei einem Valenzunterschied von 40—59 noch kopulieren und Schnallen bilden, aber keine reifen Fruchtkörper erzeugen. So ist eine Reihe von Weibchen nachgewiesen, deren Realisatoren sich in der Valenz unterscheiden, so daß Kopulationen und Fruchtkörperbildung zwischen be-

stimmten Weibchen, deren Valenzunterschied einen bestimmten Wert aufweist, möglich sind. Ferner wurde auch ein starkes Männchen aufgefunden, dessen Verbindungen mit normalen, starken und extrem starken Weibchen zeigten, daß sein Realisator einen höheren Valenzwert besitzt, als der normaler Männchen. Dieses starke Männchen konnte mit normalen Weibchen nicht mehr reife Fruchtkörper erzeugen, wohl aber noch kopulieren und Schnallen bilden, dagegen mit starken und überstarken Weibchen reife Fruchtkörper hervorbringen. Mit diesen Versuchen ließ sich ebenso wie bei *Sordaria fimicola* (Greis 1941) das Vorkommen relativer Sexualität bei den Pilzen erstmalig beweisen.

Die Durchbrechungskopulationen kommen durch mutative Abänderungen im Realisatorenensystem zustande. Das Vorkommen derartiger Abänderungen bei den Realisatoren hat Kniep z. B. bei *Schizophyllum commune* (Abänderung in seinen B- und b-Genen, die mit den Realisatoren identisch sind) beobachtet. Solche Abänderungen bedingen das komplizierte Bild der „Multipolarität“ und der „Geographischen Rassen“.

#### D. Multipolarität und Geographische Rassen.

Die Multipolarität läßt sich ohne weiteres mit relativer Sexualität erklären, Bei den meisten Fällen ist sie auch in dieser Form der Tetrapolarität ausgebildet. Auf die gleichen Ursachen wie die rel. Sexualität gehen die Geographischen Rassen zurück. Isoliert man Sporen eines bipolar spaltenden *Hymenomyceten*, und zwar aus einem Fruchtkörper, so erhält man stets ein bipolares Schema. Ebenso findet man im allgemeinen auch bei den tetrapolaren Fällen ein tetrapolares Schema; doch können sich hier Abweichungen ergeben, indem bei einem Teil der Basidien die Reduktionsteilung im ersten, bei anderen im zweiten Teilungsschritt abläuft. Es können dann bei Isolierungen von den Sporen mehrerer Basidien die einen bi-, die anderen tetrapolar sich verhalten. Daneben gibt es aber noch Erscheinungen, die sich nicht mehr auf bloße Verschiedenheiten im Ablauf der Reduktionsteilung zurückführen lassen.

Sammelt man von einem Pilz, z. B. *Schizophyllum commune* oder *Solenia anomala*, von verschiedenen Standorten Fruchtkörper und isoliert getrennt nach den einzelnen Fundstellen die Sporen mehrerer Basidien oder auch nur eine größere Anzahl von Sporen, so kann man finden, daß die Basidie A sich anders verhält als B und diese wieder anders als C, D usw. So kann es z. B. vorkommen, daß die vier Mycelien aus den vier Basidiosporen des Fruchtkörpers der Herkunft A mit allen vier Mycelien einer Basidie vom Standort B fruchtbare Kopulationen eingehen können. Seltener kommt es umgekehrt vor, daß die Mycelien des Fundortes A mit keinem der Mycelien des Fundortes B kopulieren können. Als Beispiel sei ein Fall von *Schizophyllum* nach Kniep wiedergegeben:

	I				II			
	$\alpha_S$ AB	$\gamma_S$ ab	$\gamma'_S$ Ab	$\alpha_B$	$\alpha'_1 S_1$ A <sub>1</sub> B <sub>1</sub>	$\gamma'_1 S_1$ a <sub>1</sub> b <sub>1</sub>	$\gamma'_1 S_1$ A <sub>1</sub> b <sub>1</sub>	$\alpha'_1 S_1$ a <sub>1</sub> b <sub>1</sub>
$\alpha_S$ AB	—	+	—	—	+	+	+	+
$\alpha'_1 S_1$ AB <sub>1</sub>	—	+	—	+	—	+	+	—
$\alpha'_1 S_1$ A <sub>1</sub> B	—	+	+	—	—	+	—	+
$\alpha'_1 S_1$ A <sub>1</sub> B <sub>1</sub>	+	+	+	+	—	+	—	—
Haplonten aus I × II								

Wurden die Mycelien eines Fruchtkörpers unter sich kombiniert, so ergaben sowohl I wie II ein reines tetrapolares Schema. Wurden aber die Mycelien von I mit denen von II kombiniert, so reagierten alle Mycelien miteinander. Aus einer Kombination I × II wurden die Mycelien der senkrechten Kolonne gewonnen, deren genetische Formel aus der Rückkreuzung mit den Eltern festgestellt wurde. Es ergab sich dabei, daß das Geschlecht der Mycelien einer Basidie von Fruchtkörper I stets ein anderes war als das der Mycelien von Fruchtkörper II. Wie die Geschlechter verschieden waren, geht aus der beigefügten Nomenklatur nach Kniep (A- und B-Faktoren) und nach Greis ( $\alpha$ - und  $\gamma$ -Gene) hervor. Bei einer Anzahl weiterer Frucht-

körper waren z. B. AB in A<sub>2</sub>B<sub>2</sub> abgeändert usw. Derartige Änderungen im Geschlechtsystem dürften auf Mutationen zurückzuführen sein. Können nun derartige Mutationen in unbegrenzter Zahl auftreten, wie dies in Knieps Material der Fall zu sein schien, in dem fast keine der zahlreichen Herkünfte in ihren Geschlechtsgenen übereinstimmten? Dies scheint nicht der Fall zu sein, wie Vandendries zeigte, der hinsichtlich der Mutation der Geschlechtsfaktoren wesentlich größere Beschränkung fand (vergl. *Solenia* S. 226). Auch Bauch stellte für *Ustilago longissima* das gleiche fest, wo zwar eine größere Zahl von verschiedenen wirkenden Sterilitätsfaktoren vorkommen kann, aber nur drei verschiedene Geschlechtsgene vorhanden sind (B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>3</sub> und deren Allele). Kniep konnte in seinen Kulturen wiederholte Male das Auftreten von Mutationen der Geschlechtsgene beobachten. Sind die einzelnen Fruchtkörper eines Pilzes aus verschiedenen Gegenden derartig in ihren Geschlechtsgenen verschieden, so bezeichnet man solche als Geographische Rassen, und ihr Geschlecht ist multipolar. Diese Rassenbildung kann soweit gehen, daß ein Fruchtkörper ein bestimmtes Geschlechtsgenpaar aufweist, ein nur wenige Meter entfernter zweiter Fruchtkörper aber ganz anders gestaltete Geschlechtsgene besitzt. Diese Abänderungen dürfen in der gleichen Weise zu erklären sein, wie die bei den Fällen relativer Sexualität, also als quantitative Abänderungen der Valenz der Geschlechtsgene. Aus dem vorhin gegebenen Schema geht auch hervor, daß die Zahl der Abänderungen normalerweise nicht groß sein kann, zumal nur eine geringe Verschiebung von A nach B und von B nach A möglich ist. Eine größere Anzahl verschiedener Allele könnte dann möglich sein, wenn bei manchen Formen extrem geschlechtliche Formen noch gut fertil kopulieren können, also z. B. α''' mit γ''' usw. Dies scheint bei *Schizophyllum* der Fall zu sein. Im allgemeinen können aber Mycelien, die einen zu großen Valenzunterschied in den Geschlechtsgenen aufweisen, ebenso wie diejenigen, die einen zu geringen aufweisen, nicht mehr fertil kopulieren (vgl. *Sordaria*), wie auch die Versuche von Vandendries zeigen.

#### E. „Hetero-Homothallie“.

Vandendries und Bauch beobachteten bei ihren Sexualitätsstudien an *Hymenomyceten* bzw. an Brandpilzen, daß diözische Stämme plötzlich monözisch werden. Bei *Sordaria fimicola* konnte Verf. das gleiche feststellen und die Ursachen für diesen Reaktionsumschlag analysieren. Die Entstehungsmöglichkeiten sind verschiedene. Monözisten können durch Verlust des Realisators oder durch Chromosomenstücktranslokation oder durch Nichttrennen von Homologen bei der Reduktionsteilung entstehen. Bei *Sordaria fimicola* handelt es sich höchstwahrscheinlich um Verlust des Geschlechtsgenes des einen Mycels infolge Genaustausches. Von einer Tetrade aus einem Ascus wurden neben Diözisten auch Monözisten erhalten, und zwar solche mit zwei Realisatoren und solche ohne Realisatoren. Während der eine Tochterkern bei der Reduktionsteilung das eine Gen verlor, erhielt der andere Kern dieses Gen noch zu seinem Gen hinzu, so daß er die beiden Realisatoren besaß und zwar auf ein und demselben Chromosom. Die Tatsache, daß je einer der beiden Realisatoren auf dem einen Partner eines homologen Chromosomenpaars liegt, und daß Austausch zwischen den beiden Realisatoren zustande kommen kann, läßt nur den Schluß zu, daß die beiden Realisatoren nicht Allele sein können. Damit ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß die Realisatoren grundsätzlich Nichtallele sein müssen. Auch bei Allelen wäre die Möglichkeit einer Zwitterbildung möglich, indem der eine Realisator durch Translokation eines Chromosomenstückes auf das andere homologe Chromosom übertragen wird. In wieder anderen Fällen können natürlich auch Zwitter mit zwei Realisatoren dadurch entstehen, daß bei der Reduktion die beiden homologen Chromosomen mit den Realisatoren nicht getrennt werden. Stets aber müssen neben solchen Mycelien, die beide Realisatoren besitzen, auch solche entstehen, die keinen der beiden besitzen, d. h. realisatorenlose Monözisten. Sind derartige Mycelien lebensfähig, wie bei *Sordaria* (Greis 1941), so läßt sich nachweisen, daß es Monözisten mit und ohne Realisatoren gibt, d. h. sekundäre und primäre. Bei *Sordaria* gelang es, die beiden Monözisten auf Grund ihrer Sexualreaktionen zu unterscheiden. Während nämlich die realisatoren-

losen monözischen Mycelien in ihren Sexualreaktionen Schwankungen aufweisen, indem ein Ascogon bald mit einem Antheridium, bald mit einer vegetativen Hyphe kopulieren kann, sind die Reaktionen bei den Mycelien, die beide Realisatoren besitzen, starr, und es findet nur die Befruchtung zwischen einem Antheridium und einem Ascogon statt, aber keine pseudogamen Kopulationen. So lassen sich Mycelien, die erst diözisch waren und dann plötzlich monözisch sich verhalten, ohne weiteres als durch Verlust des einen oder auch Hinzugewinnen des anderen Realisators erklären. Der Verlust oder das Hinzugewinnen kann, wie wir gesehen haben, auf verschiedene Weise erfolgen, aber stets mit dem gleichen Endeffekt, daß nämlich aus Diözisten Monözisten werden, und zwar sowohl solche ohne als auch solche mit zwei Realisatoren. Um eine allgemeine „Umstimmung“, wie vielfach angenommen wird, kann es sich dabei nicht handeln. Wenn realisatorenlos gewordene Mycelien sich monözisch verhalten, so muß außer den Realisatoren noch etwas vorhanden sein, was die Geschlechtsvorgänge auslöst. Die genetische Grundlage dieser monözischen Geschlechtlichkeit ist in den Autosomen, mitunter auch im Plasma zu suchen und wird als AG-Komplex bezeichnet.

Wie wir schon gesehen haben, gibt es noch eine andere Gruppe von Monözisten bei den Pilzen, die in Wirklichkeit aber verdeckte Diözisten sind und Realisatoren besitzen, die Miktohaplonten, die in ihrem Kergut heterokaryotisch sind, d. h. männliche Kerne mit  $\alpha$ -Realisatoren und weibliche mit  $\gamma$ -Realisatoren besitzen (manche *Phycomyces* und *Ascomyces*). Bei den *Basidiomycetes* wurden bisher solche Miktohaplonten noch nicht gefunden.

#### F. Das „Bullersche Phaenomen“.

Das sog. „Bullersche Phaenomen“ (von Buller entdeckt) besteht darin, daß ein dikaryotisches Mycel, das durch Hyphenkopulation zwischen zwei haploiden Mycelien entstanden ist, mit einem haploiden Mycel kopulieren kann, wobei letzteres vom ersten Kerne aufnimmt, die sich mit den Kernen des haploiden Mycel paaren. Ist z. B. ein Mycel  $a\ b$ , das andere  $a\ b \times A\ B$ , so treten die beiden Kerne des  $(a\ b \times A\ B)$ -Mycels in das  $(a\ b)$ -Mycel über und ein Kern des dikaryotischen  $(a\ b \times A\ B)$ -Mycels paart sich mit einem  $(a\ b)$ -Kern des haploiden Mycel. Zur Paarung kommen dabei natürlich nur solche Kerne, die auch verträglich, d. h. verschiedengeschlechtig, sind und keinen Sterilitätsfaktor gemeinsam haben. In dem genannten Falle wird sich daher der  $(A\ B)$ -Kern des dikaryotischen Mycel mit dem  $(a\ b)$ -Kern des haploiden Mycel paaren. Daneben gibt es noch sog. unverträgliche Kombinationen — nämlich bei den „tetrapolaren“ Pilzen — wenn nämlich die beiden Kerne des dikaryotischen Mycel einen Faktor mit dem Kern des haploiden Mycel gemeinsam haben, z. B. bei der Kombination  $A\ B \times (A\ B \times a\ b)$ . In diesem Falle tritt die Diploidisierung des haploiden Mycel durch einen Kern des dikaryotischen Mycel viel unregelmäßiger ein. Neuerdings hat sich Quintanilha näher mit dem Bullerschen Phänomen befaßt (*Étude génétique du phénomène de Buller*, in *Bol. Soc. Broteriana* 2. Sér. 13, 1938/39, 425—486). Es war bisher fraglich, ob das mit einem dikaryotischen Mycel kombinierte haploide Mycel nicht etwa so diploidisiert würde, daß die beiden Kernpartner des dikaryotischen Mycel in das haploide Mycel als Paare einwandern und die Kerne des haploiden Mycel überhaupt nicht an der Bildung des neuen dikaryotischen Mycel teilnehmen. An *Coprinus fimetarius* zeigte aber Quintanilha, daß tatsächlich die Kerne der beiden Mycelien an der Diploidisierung des Haplomycels teilnehmen. Ferner zeigte er, daß bei einer Kombination eines Mycel mit einem zweiten Mycel, dessen Kerne andere sind, das Mycel also einer geographischen Rasse angehört, z. B.  $A\ B \times (A_1\ B_1 \times a\ b)$ , an sich beide Kerne  $A_1\ B_1$  und  $a\ b$  sich mit  $A\ B$  paaren können; aber es tritt auffallender Weise stets die Verbindung  $A\ B \times A_1\ B_1$ , also die der stärker verschiedenen Kerne ein. Aus solchen Kombinationen ließ sich der Nachweis erbringen, daß tatsächlich der Kern des haploiden Mycel sich an der Diploidisierung beteiligt. In Ausnahmefällen kann eine verträgliche Diploidisierung auch durch Einwandern der beiden Kerne des dikaryotischen Mycel in das haploide Mycel eintreten:  $A\ B \times (A_1\ B_1 \times a\ b) = A_1\ B_1 \times a\ b$ .

Quintanilha deutet seine Befunde mit der Annahme, daß die Faktoren  $Aa$ ,  $Bb$  Sterilitätsfaktoren seien. Die Selektion bei der Kombination  $A\ B \times (A_1\ B_1 \times a\ b)$ ,

die dahin führt, daß sich stets  $A B \times A_1 B_1$  paaren, erklärt Quintanilha als Wirkung verschiedener Valenzen von Anziehungs- und Abstoßungskräften zwischen den verschiedenen Allelen der Sterilitätsgene. Doch dürfte damit nicht das Richtige getroffen sein. Nach Verfassers Ansicht handelt es sich vielmehr um die Wirkung verschieden starker Geschlechtsgene, von Realisatoren, d. h. um relative Sexualität, wie gerade der Ausfall der Kombinationen  $A B \times (A, B_1 \times a b)$  zeigt. Wenn zwar beide Verbindungen möglich sind, also  $A B \times A_1 B_1$  und  $A B \times a b$ , stets aber nur  $A B \times A_1 B_1$  zustande kommt, so ist damit nichts anderes gesagt, als daß zwischen  $A B \times A_1 B_1$  eine größere Affinität besteht als zwischen  $A B \times a b$ , mit anderen Worten, daß der Valenzunterschied zwischen  $A B$  und  $A_1 B_1$  größer ist als zwischen  $A B$  und  $a b$ , daher auch die Anziehungschaft eine größere ist zwischen  $A B \times A_1 B_1$ . Diese erhöhte sexuelle Affinität wirkt sich so aus, daß die ursprüngliche Verbindung  $A_1 B_1 \times a b$  gesprengt und die neue  $A B \times A_1 B_1$  eingegangen wird. Das Bullersche Phaenomen läßt sich daher als ein einfacher Fall relativer Sexualität erklären und stellt trotz seiner Eigenartigkeit nichts Besonderes dar.

Abschließend läßt sich über die Sexualität der *Basidiomycetes* sagen, daß die Form der Zytogamie fast in allen Fällen die Verschmelzung zwischen zwei vegetativen Hyphen ist. In den meisten Fällen liegt isogame Hyphenkopulation vor, nur in wenigen Fällen, so bei einigen *Uredinales* und bei dem *Hymenomyceten* *Solenia anomala*, findet anisogame Hyphenkopulation statt. Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind bisher nur bei einigen Formen mit Sicherheit festgestellt worden. Die Geschlechterverteilung ist entweder eine bipolare oder eine multipolare, letztere meist eine tetrapolare, indem bei vielen *Hymenomycetes* scheinbar mehr als zwei, in der Regel vier „Geschlechter“ zu beobachten sind. In Wirklichkeit kommen aber auch bei den diözischen Brandpilzen und den *Hymenomycetes* nur zwei Geschlechter vor, in der Regel nur als + - und als - - Geschlecht, in einigen Fällen als männliches und weibliches Geschlecht erkennbar. Bei den monözischen *Basidiomycetes* fällt die Entscheidung über das Geschlecht der einzelnen Hyphen im Laufe der Individualentwicklung im Zusammenspiel von äußeren Faktoren mit einer genetischen Grundlage, dem sogenannten autosomalen AG-Komplex. Bei den Diözisten wirkt dieser autosomale AG-Komplex nicht mit Außenbedingungen, sondern mit den Geschlechtsgenen, den Realisatoren, zusammen, die im männlichen und weiblichen bzw. + - und - - Geschlecht je in der Einzahl vorhanden sind und in Übereinstimmung mit den übrigen Organismen als  $\alpha$ - und  $\gamma$ -Realisatoren bezeichnet werden. Die beiden Geschlechter + und - bzw. „männlich“ und „weiblich“ sind nicht immer starr ausgeprägt, sondern können quantitativen Schwankungen unterliegen, worauf sich die Erscheinungen der relativen Sexualität und der Geographischen Rassen zurückführen. Mit den Realisatoren, die allein über das Geschlecht eines Mycels entscheiden, können noch Sterilitätsgene zusammenwirken, die verschiedene Lebensprozesse steuern und im homozygoten Zustand Sterilität hervorrufen können, indem wichtige Lebensprozesse in ihrem Ablauf gestört oder völlig gehemmt werden. Sie rufen in Zusammenwirkung mit den Realisatoren die eigenartigen Erscheinungen der Multipolarität hervor, insbesondere die der Tetrapolarität. Wie bei den übrigen Lebewesen gibt es auch bei den *Basidiomycetes* nur zwei Geschlechter. Die Geschlechtsgene sind nicht nur kopulationsbedingende Faktoren, sondern echte Sexualgene, die die Geschlechtlichkeit der einzelnen Pilze im Falle der Diözie unabänderlich festlegen. Die beiden Realisatoren sind voneinander qualitativ verschieden, können aber selbst jeder für sich quantitative Abwandlungen aufweisen. Diese Abwandlungen sind in vielen Fällen starr und erblich. Dadurch kommt es, daß bei Kombination verschiedener Rassen eines bestimmten Pilzes sich die Geschlechter „männlich“ und „weiblich“ mehr oder minder stark unterscheiden können, so daß z. B. die beiden Geschlechter einer Herkunft mit den beiden Geschlechtern einer anderen Herkunft steril kopulieren oder überhaupt nicht kopulieren können.

Überblicken wir nochmals die Pilze hinsichtlich ihrer Geschlechtlichkeit, so läßt sich feststellen, daß bei den Pilzen Sexualität allgemein verbreitet ist und daß nur wenige Formen sich völlig asexuell entwickeln. Der Sexualakt zerfällt allgemein in zwei Grundgeschehen, in die Zytogamie und die Karyogamie. Die Zyt-

gamie ist sehr variabel, und von der Oogamie bis zur Somatogamie finden wir die verschiedensten Prozesse verwirklicht. Die Karyogamie verläuft überall im gleichen Sinne. Der Kernverschmelzung folgt früher oder später die Reduktionsteilung. Bei den *Basidiomycetes* und den *Ascomycetes* sind die Zytogenetik und die Karyogamie durch die Paarkernphase getrennt, beide Akte sind zeitlich und räumlich geschieden. Bei den *Ascomycetes* ist die Haplophase, bei den *Basidiomycetes* ist die Dikaryophase die ausgedehntere. Die Diplophase ist mit wenigen Ausnahmen nur sehr kurz. Lediglich bei den Formen mit antithetischem Generationswechsel erreicht sie größeren Umfang. Alle Pilze weisen einen Kernphasenwechsel auf, der bei manchen parasitischen Formen von einem Wirtswechsel begleitet ist, bei einigen Formen auch von einem Generationswechsel. Bei manchen *Phycomycetes* finden wir neutrale Mycelien, die trotz des Besitzes beider Kerngeschlechter keinerlei sexuelle Reaktionen zeigen. Dies kann seinen Grund darin haben, daß die zu enge zusammenliegenden beiderlei Kerne inaktiv bleiben. Bei anderen Formen, besonders *Ascomycetes*, zeigt sich ebenfalls Inaktivität. Hier besitzen die Mycelien zwar ebenfalls männliche und weibliche Kerne, aber es kommt zu keiner geschlechtlichen Reaktion zwischen den beiden Kerngruppen, da vorhandene Sterilitätsfaktoren eine solche verhindern (selbststerile Miktohaplonten). Das bis vor kurzem noch ungewisse Vorkommen von Sexualstoffen ist bei den Pilzen jetzt erwiesen. Die von einigen Autoren geäußerte Ansicht, daß die Pilze jeder Geschlechtlichkeit entbehren, läßt sich nicht aufrechterhalten. Nach deren Ansicht sei jede Diözie bei den Pilzen nur vorgetäuscht. Jedes Mycel sei danach zwittrig und die diözischen Reaktionen seien nur durch das Vorhandensein von ein oder zwei Sterilitätsfaktoren vorgetäuscht. Die Getrenntgeschlechtigkeit sei nur eine Angelegenheit der Ernährungsphysiologie („Nutritive Heterothallie“ nach Gwynne-Vaughan und Williamson 1928, 1930). Ähnlicher Ansicht war Brunswick. Auch nach ihm ist die Heterothallie in ihren einzelnen Formen nur durch die Zusammenwirkung einer zwittrigen Grundlage mit ein oder mehreren Sterilitätsfaktoren bedingt. Die Untersuchungen über den Austausch der Realisatoren haben jedoch unwiderleglich gezeigt, daß außer den Sterilitätsfaktoren noch Sexualgene vorhanden sind, soweit es sich um diözische Formen handelt. Sind bei diesen außer den Sexualgenen noch Sterilitätsgene vorhanden, was bei den *Hymenomycetes* häufig der Fall ist, so verwischt sich das Bild der Zweigeschlechtigkeit und es wird das Vorhandensein von mehr als zwei Geschlechtern vorgetäuscht. Auf Grund der bis heute bekannten Tatsachen kommen wir zu der Auffassung, daß die Grundzüge der Pilzsexualität mit der Sexualität der übrigen Lebewesen übereinstimmen, daß es auch bei den Pilzen nur zwei Geschlechter gibt, ein männliches und ein weibliches, oder wenn bei isogamen Formen die beiden Geschlechter nicht zu unterscheiden sind, ein + - und ein - -Geschlecht.

### III. Die Fruchtkörper.

#### Zitierte Literatur.

- Vgl. vor allem die in E. P. 2. Aufl. Bd. V—VII zitierte Literatur, die hier nicht mehr zitiert ist.— Arnould, G., Les Astérinées. Thèse, Paris 1918; ebenso IV, in Ann. Sci. Nat. Bot. sér. 10, 7, 1925.— Arnold, Ch. A., The development of the peritheciun and spermogonium of *Sporormia leporina* Niessl, in Amer. Journ. of Bot. 15, 1928.— Beatus, R., s. Sex. unter *Ascomycetes*.— Boedijn, K. B., The Genus *Dendrosphaera* in the Netherlands Indies, in Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, sér. III, 13, 1935; On the morphology and cytology of *Trichocoma paradoxa*, in Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 44, 1935.— Brefeld, O., s. unter Anatomie.— Bucholtz, F., Zur Entwicklungsgeschichte der Tuberaceen, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 15, 1897; Zur Morphologie und Systematik der Fungi hypogaei, in Ann. mycologici 1, 1903; Zur Entwicklung der *Choeromyces*-Fruchtkörper, ebenda 6, 1908; Zur Entwicklungsgeschichte d. Balsamienfruchtkörper, ebenda 8, 1910; Beiträge z. Kenntnis der Gattung *Endogone*, in Beih. Bot. Centralbl. 2. Abt. 29, 1912.— Clémence et, M., Contribution à l'étude du développement et de l'anatomie des Ascomycètes hypogés, in Le Botaniste 24, 1932.— Cunningham, G., The development of *Geaster velutinus*, in Trans. Brit. Mycol. Soc. 12, 1927.— Drayton, F. L., The sexual mechanism of *Sclerotinia Gladioli*, in Mycologia 26, 1934.— Fischer, Ed., *Genea Thwaitesii*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 27, 1909.— Fraser, L., An investigation of the sooty moulds of New South Wales. III, in Proc. Linnean Soc. N. S. Wales 60, 1935.— Fries, N., *Crucibulum vulgare* und *Cyathus striatus*, zwei Gastromyceten mit tetrapolarer Geschlechtsverteilung, in Botan.

Notiser 6, 1936. — Gäumann, E., Vergl. Morph. d. Pilze, Jena 1926; s. Sex. unter *Ascomycetes*. — Graff, P. W., The morphological and cytolog. development of *Meliola circinans*, in Bull. Torr. Bot. Club 59, 1932. — Greis, H., *Nidulariopsis*, s. unter Sex. *Basidiomycetes*; *Tylostoma*, s. unt. Sex. *Basidiomycetes*; *Lepiota*, s. unter Anatomie; *Chaetomium*, s. unter Sex. *Ascomycetes*. — Jenkins, W. A., The development of *Mycosphaerella Berkeleyi*, in Journ. Agr. Res. 58, 1939. — Jones, S. G., The life-history and cytology of *Rhytisma acerinum*, in Ann. of Bot. 39, 1925. — Juel 1898, 1916, s. unter Sex. Allgem. — Killian, Ch., s. unter Sex. *Ascomycetes*, 1938. — Killian, K., s. unter Sex. *Ascomycetes*, 1922. — Klebahm, H., Unters. über einige *Fungi imperfecti*, in Jahrb. wiss. Bot. 41, 1905; Haupt- u. Nebenfruchtformen d. Ascomyceten I, Berlin 1918. — Knapp, A., Entwicklung d. *Balsamia platyspora* Berk., in Schweiz. Ztschr. f. Pilzkunde 2, 1924. — Knoll 1912, s. unter Anatomie. — Levine, M., Studies in the cytology of the *Hymenomycetes*, in Bull. Torr. Bot. Club 40, 1913. — Lindau, G., *Fungi imperfecti*, in E. P. I. Aufl. 1900; in Rabenhorsts Kryptogamenflora, Pilze Bd. 8, 9, 1907, 1910. — Lohwag, H., Die Homologien im Fruchtkörperbau der höheren Pilze, in Biologia generalis 2, 1926; Die Hymenophore v. *Fistulina hepatica*, in Ann. Mycologici 34, 1936; Über d. Fruchtkörperentwicklung d. *Gastraceae*, in Beih. Bot. Centralbl. 52, 1934; Mykol. Studien IV, Entwicklungsgesch. *Mutinus caninus* (Huds.) Fr., in Arch. f. Protistenkunde 72, 1930. — Lorenz, Fr., Beitrag z. Entwicklung v. *Sphaerobolus*, in Arch. f. Protistenkunde 81, 1933. — Maire, R., Recherches cytologiques sur les Basidiomycètes. Thèse, Paris 1902. — Maublanc, A. et Malençon, G., Recherches sur le *Battarrea*, in Bull. Soc. Mycol. de France 46, 1930. — McCubbin, W. A., Development of the *Helvellineae*, in Bot. Gaz. 49, 1910. — Nannfeldt, s. unter Sex. *Ascomycetes*. — Neger, Fr. W., Biologie d. Pflanzen, Stuttgart 1913. — Pillay, T. P., Z. Entwicklungsgeschichte v. *Sphaerobolus stellatus* Tode, in Jahrb. d. phil. Fak. II d. Univers. Bern 3, 1923. — Pitra, A., Über *Sphaerobolus*, in Bot. Ztg. 28, 1870. — Potebnia, A. Z. Entwicklungsgeschichte einiger *Ascomycetes*, 1909; Ref. in Bot. Centralbl. 111, 1910. — Ruhland, W., Unters. zu einer Morphologie d. stromabildenden *Sphaeriales*, in Hedwigia 39, 1900. — Saccardo, P. A., Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum VII—XXIII (1880—1925). — Walker, L. B. and Andersen, E. A., Relation of Glycogen to spore-ejaculation, in Mycologia 17, 1925. — Walker, L. B., Development and mechanism of discharge *Sphaerobolus iowensis* n. sp. and *Sph. stellatus* Tode, in Journ. of Elisha Mitchell Sci. Soc. 42, 1927. — Wilcox, s. unter Sex. *Ascomycetes*.

## Allgemeines.

Hinsichtlich der allgemeinen Bauprinzipien lassen sich verschiedene Fruchtkörperbildungen unterscheiden, so flächenförmige, keulen-, korallen-, knollenförmige, krug-, schüssel-, konsolen- und hutförmige. Nach der Anordnung der Sporenträger, der Basidien, Ascii oder Konidienträger, lassen sich zwei Typen unterscheiden, solche, bei denen die Sporenträger regellos angeordnet, also nicht zu parallelen Palisaden vereinigt sind, sogenannte hymeniumlose Formen, und solche, bei denen die Sporenträger zu wohlgeordneten Palisaden angeordnet sind, sogenannte Hymeniumpilze. Zu den hymeniumlosen Formen gehören beispielsweise die *Plectascales* und *Sclerodermatineae*, sowie ein Teil der Formen mit flächenförmigen Fruchtkörpern. Je nachdem die Sporen und damit natürlich auch die sporentragenden Elemente, die Hymenien, außen am Fruchtkörper oder in dessen Innern entstehen, lassen sich drei Gruppen unterscheiden: 1. die *gymnokarp*en Fruchtkörper, bei denen die Ascii oder Basidien oder Konidienträger frei an der Fruchtkörperoberfläche gebildet werden und auch während ihrer ganzen Entwicklung frei bleiben; 2. die *hemiangikarp*en Fruchtkörper, bei denen die Sporenträger und Hymenien im Innern entstehen und erst gegen die Reife zu frei werden; 3. die *angikarp*en Fruchtkörper, bei denen die Hymenien und Sporenträger im Innern gebildet werden, bis nach der Reife im Innern der Fruchtkörper verbleiben und die Sporen erst nach deren Zerfall frei werden. Bei den einzelnen Unterklassen der Pilze sind alle drei Fruchtkörpertypen vorhanden, so daß es sich um Konvergenzerscheinungen handeln dürfte und für ihre Entstehung eine monophyletische Auffassung nicht geltend gemacht werden kann. Die flächenförmigen, keulen-, korallen-, konsolen- und einige hutförmige Fruchtkörper sind stets *gymnokarp*, die krugförmigen, die knollenförmigen *gymno*-, *hemi*- oder *angikarp*, die meisten hutförmigen *hemiangikarp*. Daneben gibt es einige Abweichungen. Die Fruchtkörper sind ungestielt oder gestielt. Fruchtkörper, deren Hymenien auf der Oberfläche entstehen, heißen *resupinat* (umgewendet). In der überwiegenden Mehrzahl befindet sich bei den *gymnokarp*en und *hemiangikarp*en Formen das Hymenium an der Unterseite des Fruchtkörpers. Bei den krug- und knollenförmigen Formen unterscheidet man eine äußere

Hülle, die Peridie, und eine fertile innere Partie, die Gleba. Bei den gestielten Fruchtkörpern lassen sich seitlich und zentral gestielte Formen unterscheiden. Die primitivste Fruchtkörperform dürfte zweifellos die flächenförmige sein, aus der sich alle übrigen Formen ableiten lassen. Bei den hutförmigen Formen, und zwar bei den hemiangiokarpen und angiokarpen, lassen sich eigentümliche Hüllenbildungen erkennen. Da diese Hüllen bei den Hutmilzen vorkommen und für diese typisch sind, so werden wir ihre einzelnen Formen erst bei der Besprechung der hutförmigen Fruchtkörper der *Agaricaceae* kennenlernen. Während die mutmaßliche phylogenetische Entwicklung der Fruchtkörperarten mit gymnokarpen Formen beginnt und mit angiokarpen Formen endet, finden wir in der Individualentwicklung der hemiangiokarpen Fruchtkörper eine umgekehrte Entwicklung, nämlich von angio- nach gymnokarp.

Nach der Konsistenz der Fruchtkörper lassen sich wieder eine Reihe von Formen unterscheiden: faserige, knorpelige, gallertige, fleischige, lederige, holzige und häutige Formen. Die Fruchtkörper entstehen entweder unmittelbar auf dem Mycel oder auf besonderen Lagern. Sind diese Lager zart, so spricht man von Subiculum; sind sie derb ausgebildet, so nennt man sie ein Stroma. Nach der Dauerhaftigkeit der Fruchtkörper unterscheidet man zwischen vergänglichen (ephemeren), einjährigen (annuellen) und ausdauernden (perennierenden) Fruchtkörpern. Die Hymenien entstehen an der Myceloberfläche oder im Fruchtkörperinnern oder auf Leisten oder Wülsten oder auf besonders gestalteten Trägern, den Hymenophoren. Die ephemeren und annuellen Formen entwickeln nur ein einziges Hymenium und einen Hymenophor; bei den perennierenden Formen werden mehrere, übereinanderstehende Hymenophore und Hymenien ausgebildet (z. B. *Phomales-Arten*). Die Sporen werden entweder einzeln oder in ihrer Gesamtheit abgeschleudert. In letzterem Falle nennt man die Gesamtheit der Sporen, wenn sie in kleinen knöllchenförmigen Gebilden eingeschlossen sind, Peridiolen. Sie finden wir bei manchen *Gastromycetes*. Die Hymenophore sind entweder faltenförmig (*Dictyolaceae*), leistenförmig (*Cantharellaceae*), stachelförmig (*Hydnaceae*), röhrenförmig (*Polyporaceae*) oder lamellenförmig (*Agaricaceae*). Zwischen diesen typischen Formen finden wir viele Übergänge, so z. B. zwischen der Röhren- und Lamellenform (*Daedalea*). Besondere Bauprinzipien (koralloide, einhäutige, mehrhäutige usw. Fruchtkörper) finden wir bei den *Gastromycetes*, die wir in einem eigenen Kapitel besprechen werden.

Bei den *Ascomycetes* entstehen die Fruchtkörper auf dem haploiden Mycel und die Fruchtkörper gehören der Haplophase an. Bei den *Basidiomycetes* entspringen die Fruchtkörper dagegen auf dem dikaryotischen Mycel. Dieses ist entweder ein sekundäres Mycel, so bei den flächenförmigen Fruchtkörpern, oder ein tertiäres Mycel, so bei den knollen-, konsolen-, keulen-, korallen- und hutförmigen Fruchtkörpern. In den meisten Fällen ist das tertiäre Mycel, an dem die Fruchtkörper entstehen, als Strangmycel ausgebildet, bei einigen als Sklerotium. Im ersten Falle entstehen die Fruchtkörper daher auf dünnen oder dickeren Mycelsträngen (z. B. *Armillaria mellea*), im letzteren Falle entspringen sie aus den Sklerotien (manche *Collybia*-Arten, die Gattung *Typhula*).

Sowohl bei den knollenförmigen wie bei den hutförmigen Fruchtkörpern sind die Hymenienelemente in den Fällen, wo sie auf besonderen Hymenophoren stehen (Leisten, Falten, Lamellen usw.), von einem besonderen Gewebe getragen, dem sogenannten Tramagewebe. Das Tramagewebe ist dann vom Subhymenium überzogen, das die Hymenienelemente erzeugt. Bei den flächenförmigen, keulen- und korallenförmigen Fruchtkörpern sitzt das Hymenium unmittelbar der Fruchtkörperoberfläche auf.

Je nachdem man das eine oder andere der im vorigen genannten Prinzipien als Richtlinie wählt, lassen sich die Probleme der Fruchtkörpergestaltung verschieden darstellen. Um nicht der systematischen Behandlung der einzelnen Gruppen irgendwie vorzugreifen und um die phylogenetischen Beziehungen besser zur Darstellung bringen zu können, wird im folgenden die Einteilung nach dem Grundbauplan der Fruchtkörpergestalt gewählt. Es werden die Haupttypen der flächenförmigen, konsolenförmigen, keulen-, geweih-, knollen- und hutförmigen, der krug- und schüsselförmigen Fruchtkörper besprochen. Bei jedem Bautyp wird wieder nach der Gestalt der Hymenophore untergliedert. An die jeweiligen Typen schließt sich eine kurze Darstellung der Frucht-

körperentwicklung an, soweit wir über dieselbe unterrichtet sind. Bei der Fülle der Formenmannigfaltigkeit müssen wir uns auf die Hauptformen beschränken und können nur typische Beispiele eingehender behandeln; im übrigen müssen wir uns mit Andeutungen begnügen.

## I. Die Fruchtkörper der Zygomycetes.

Die einfachsten höheren Fruchtkörperbildungen, die wir bei den *Eumycetes* kennen, sind Hyphenknäuel, in denen die Sporen gebildet werden. An der Stelle, an der Fruchtkörper überhaupt zum ersten Male auftreten, weisen sie diese Gestalt auf, nämlich bei den *Zygomycetes* unter den *Phycomycetes*. Der größte Teil der *Phycomycetes* entbehrt jeder Fruchtkörperbildung. Die Sporangien und die Hauptfruchtsporen (Oosporen, Zygosporen usw.) entstehen frei am Mycel und werden auf keinem Entwicklungsstadium durch besondere Hüllen eingeschlossen. Wenn man will, kann man in den Zygosporen der *Mucoraceae* bereits eine beginnende Fruchtkörperbildung erblicken. Aus den Suspensoren wachsen bei manchen Zygosporen dornige Fortsätze hervor, die die Zygosporen einhüllen, so z. B. bei *Phycomyces*. Bei der *Mucoraceen*-Unterfamilie der *Mortierelloideae* treten uns zum ersten Male Fruchtkörper entgegen. Die Suspensoren und die Zygospore werden von den benachbarten Hyphen des Mycels umspinnen. Das umhüllende Geflecht kann eine sehr derbe Beschaffenheit aufweisen, seine Oberfläche bräunt sich und die äußersten Hyphenschichten nehmen kutikularen Charakter an. Die Zygosporen sind daher von einem dichten Fruchtkörper umgeben. Bei *Mortierella* beobachtet man, daß die Sporangienträger an ihrem Fuße von einem dichten und stark verfilzten Mycelknäuel umgeben sind, so daß die Sporangienträger einem Fruchtkörper zu entspringen scheinen. Mit Recht erblickt Brefeld in den Hyphenknäueln, die die Zygosporen bei *Mortierella* umgeben, eine Sporenfrucht, die er *Carpospore* nannte.

Wesentlich höher organisiert sind die Fruchtkörper der *Endogonaceae* (Fig. 133 A). Wie schon bei *Mortierella* die Basis der Sporangienträger in einem Hyphenknäuel eingebettet ist, so werden auch bei *Endogone* die Sporangien von Fruchtkörpern eingehüllt, die als Sporangiocarpien bezeichnet werden. Die Form dieser Fruchtkörper kann verschieden sein. Ihr Aufbau ist ein pseudoparenchymatischer. Ihre Größe kann beträchtlich sein (bis zu 2 cm). Die Sporangien entstehen in der Rindschicht. Die Zygosporen der *Endogone*-Arten sind wie bei den *Mortierellaceae* ebenfalls von einem Fruchtkörper eingeschlossen. Zum Unterschied gegen *Mortierella* ist jedoch in einem Fruchtkörper nicht mehr eine einzige Zygospore, sondern eine größere Anzahl eingeschlossen. Die Gestalt der Fruchtkörper erinnert an die Trüffeln. Die Hyphen, die die Fruchtkörper aufbauen, verzweigen sich stark zu einem nahezu pseudoparenchymatischen Geflecht. An der Peripherie treten die Hyphen zu einem sehr dichten Verband zusammen und bilden eine Rinde (Peridie). Soweit bisher bekannt, scheinen die Zygosporen erst innerhalb der Fruchtkörper zu entstehen. So wurde beobachtet, daß in jungen Fruchtkörpern die Kopulationsäste auftreten, an denen die Zygosporen entstehen. Andererseits scheint es aber auch möglich zu sein, daß die Kopulationsäste zuerst entstehen und erst die heranreifenden Zygosporen von einer Peridie umgeben werden. In diesem Falle beobachtete Bucholtz (1912), daß den Kopulationsästen dünnere Äste entspringen, die sich später um die Zygosporen herumlegen. Es dürfte aber wahrscheinlicher sein, daß diese Hyphen nichts mit der Fruchtkörperbildung zu tun haben, sondern am Aufbau der sogenannten Flammenkronen beteiligt sind. Da in einem Fruchtkörper mehrere Zygosporen eingeschlossen sind, so liegt ein echter Fruchtkörper vor, und man kann nicht mehr von Carposporen sprechen. Brefeld bezeichnet sie daher als Sporokarpe. In dem Grundgeflecht des Fruchtkörpers liegen die Zygosporen einzeln eingebettet, von den Flammenkronen (vgl. Fig. 85, 5) umgeben. An der Peripherie sind die Fruchtkörper von einer Rindschicht, der Peridie, umgeben. Das Gewebe, das die Zygosporen enthält, bezeichnet man als Gleba. Hiermit ist bereits eine Organisationshöhe erreicht, wie wir sie bei den *Sclerodermatineae* verwirklicht sehen, deren Fruchtkörperformen wir später noch kennenlernen werden.

## II. Die Fruchtkörper der Ascomycetes.

### 1. Die Peritheciens.

Die Peritheciens sind kugelige Fruchtkörper, in deren Innern sich die Ascii entwickeln. Ihre Wandung besteht entweder aus einer oder aus mehreren Schichten. Sind die Peritheciens allseitig geschlossen, so gehören sie dem angiomorphen Typ an. Die Ascii bzw. die Ascosporen werden dann erst nach der Fruchtkörperreife frei, indem die Perithecienvand zerbröckelt oder durch schleimigen Zerfall abgebaut wird. In letzterem Falle spricht man von anhisten Fruchtkörpern. Mit fortschreitender Organisationshöhe bildet sich am Scheitel der Peritheciens eine Öffnung aus, die entweder schon präformiert ist und dann als Ostiolum bezeichnet wird, oder erst am reifen Fruchtkörper entsteht, sei es durch Verschleimen oder Zerreissen, und in diesen Fällen als Porus bezeichnet wird. Die Peritheciens gehören in den Fällen, in denen eine irgendwie gestaltete bzw. entstandene Öffnung vorhanden ist, der hemiangiomorphen Stufe an. Die Peritheciens können entweder unmittelbar auf dem Mycel entstehen, sei es frei an der Substratoberfläche oder in das Substrat mehr oder minder vollständig eingesenkt, oder sie entstehen auf einem lockeren Mycelpolster, das Subiculum genannt wird, oder auf bzw. in einem derben Gewebepolster, das als Stroma bezeichnet wird. Als echte Peritheciens sind nur solche zu bezeichnen, deren Entstehung auf einen Befruchtungsakt irgendwelcher Natur zurückgeht und die echte Paraphysen besitzen. Es werden daher alle jene Fälle ausgeschlossen, in denen innerhalb eines Stromas peritheciähnliche Gebilde entstehen, deren Wandung dem Stroma und nicht dem Ascogon ganz oder teilweise entstammt. Solche Gebilde wurden mit eigenem Namen belegt. Sie seien z. T. unter den Peritheciens besprochen, z. T. im Anschluß an dieselben. Bei reifen Peritheciens ist in vielen Fällen eine Entscheidung nicht zu fällen, ob es sich um ein echtes Perithicum handelt oder nicht.

Die ursprünglichsten Peritheciens begegnen uns bei den *Plectascales*, in der Familie der *Gymnoascaceae* (vgl. Fig. 20 B). Die überwiegende Mehrzahl der *Plectascales* besitzt angiomorphe (kleistokarpe) Peritheciens, bei denen die Ascosporen durch Zerbröckeln der Perithecienvand frei werden. Bei den neuerdings bei den *Plectascales* untergebrachten *Ophiostomataceae* besitzen die Peritheciens ein echtes, präformiertes Ostiolum; diese Peritheciens gehören daher der hemiangiomorphen Gruppe an. Ein sehr niedrigstehender Vertreter der *Gymnoascaceae*, *Arachniotus aureus* Schröt., besitzt überhaupt noch keine Fruchtkörper, sondern die Ascii liegen vollkommen nackt auf dem Mycel. *Amuroascus verrucosus* Eid. zeigt auf einem spinnenwebartigen Mycel stellenweise kleine, stärker verfilzte Hyphenknäuel, die jungen Fruchtkörper. In den Fruchtkörperanlagen sind die ascogenen Hyphen bzw. die Ascii verstreut angeordnet. Allmählich wird der Hyphenknäuel dichter, und die Hyphen an der Knäueloberfläche bräunen sich, womit die Fruchtkörperbildung beendet ist. Die Organisationshöhe reicht noch nicht über die bei *Mortierella* hinaus. Eine Peridienschicht ist noch nicht ausgeprägt. Wesentlich dichter ist das Fruchtkörpergewebe bei *Gymnoascus Reesii* Bar. (Fig. 20 B). Die peripheren Hyphen wandeln sich teilweise zu braungefärbten stachelartigen Gebilden um. *Ctenomyces serratus* Eid. besitzt gut ausgeprägte Peritheciens, die während der Entwicklung der ascogenen Hyphen angelegt werden (Fig. 133 B). Die Perithecienvhyphen bekommen eine eigentümliche perlisch-nurartige Gestalt, indem sie an den Seitenwänden eingeschnürt werden. An der Oberfläche treten eigentlich aufgerollte Anhängsel zutage. Außer den Peritheciens treten bei dem gleichen Pilz noch Sklerotien auf, die eine kräftige Rindenschicht aufweisen, ebenso wie die Peritheciens, aber statt der Anhängsel sägeblattartige Hyphen, die sogenannten Krallenhyphen (s. diese) besitzen.

Peritheciens mit einer gut ausgeprägten Peridie besitzen die *Aspergillaceae*. Die aus dem Ascogon hervorsprossenden ascogenen Hyphen von *Aphanoascus* knäueln sich auf und werden von Hyphen umflochten, die die ersten Anfänge des Peritheciens darstellen. Die Ascii sind in einem lockeren Grundgewebe eingebettet, das sich an der Peripherie zu einer dichten Peridie zusammenschließt. Die Rinde ist aus mehreren Zellagen aufgebaut. Bei *Aspergillus* ist die Perithecienvand einschichtig. Die Peritheciens

sind angiokarp. Eine eigenartige Gestaltung zeigen die Peritheciens von *Aspergillus nidulans* Eid., bei dem sie nicht wie bei den übrigen Arten auf dem Mycel, sondern im Mycel entstehen (Fig. 133 C). Sie sind von Hyphen umgeben, die an ihrem Ende blasenförmig angeschwollen sind (sogenannte Blasenhülle). Die Blasenhülle wird da-

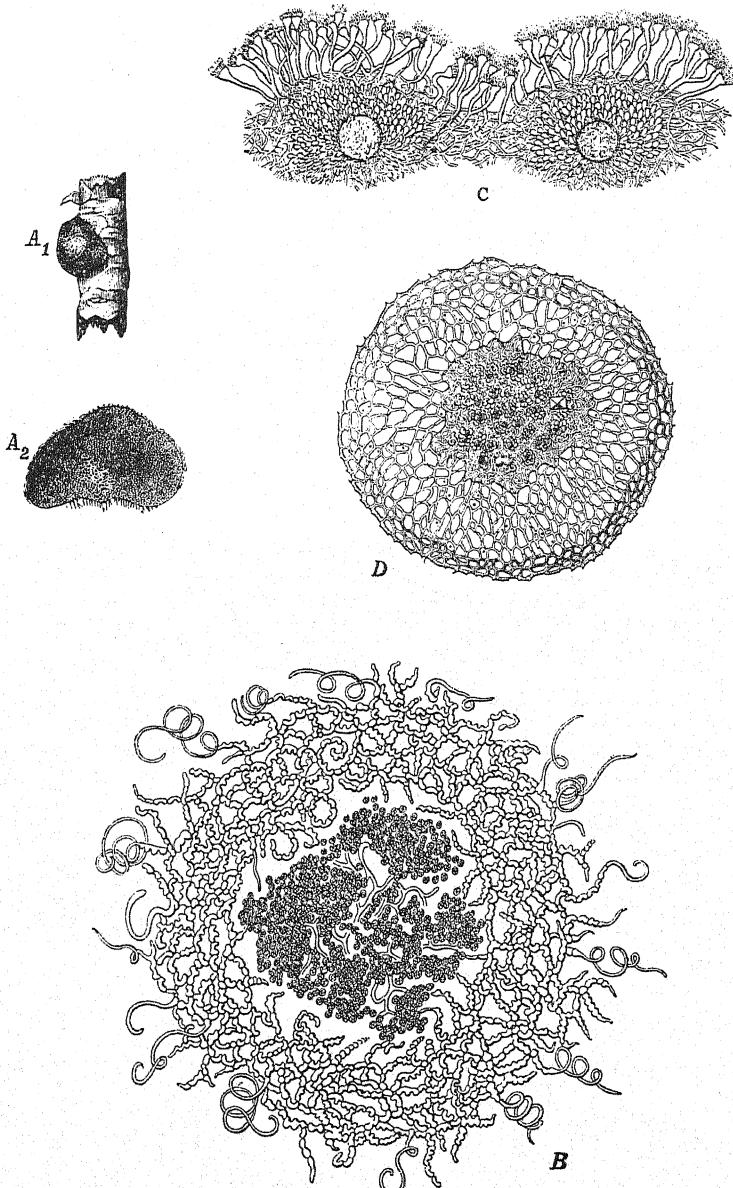


Fig. 133. A *Endogone macrocarpa* Tul. 1 Fruchtkörper von außen, 2 im Durchschnitt. B *Ctenomyces serratus* Eid. Querschnitt durch einen reifen Fruchtkörper. C *Aspergillus nidulans* Eid. Mycel mit Konidienträgern und im Innern mit Fruchtkörperanlagen. D *Penicillium crustaceum* L. Querschnitt durch das Perithecium mit Ascii. (A nach Tulasne, B, C nach Eidam, D nach Brefeld; aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

durch gebildet, daß die das Peritheciun umgebenden Hyphen sich stark verzweigen und die Zweigenden blasenartig anschwellen. Bei *Penicillium „crustaceum“* L. kann das vegetative Mycel zur Sklerotienbildung schreiten. Die Sklerotien unterscheiden sich von den Perithecien durch ihre harte Konsistenz und dadurch, daß sie nur aus vegetativen Hyphen bestehen und keine ascogenen Hyphen im Innern bergen. Daneben können aber auch Fruchtkörperanlagen zu Sklerotien werden, indem die ascogenen Hyphen das Wachstum einstellen. Nach einigen Wochen geht bei geeigneten Bedingungen die Entwicklung in den Sklerotien weiter. Die Peritheciensklerotien entstehen dadurch, daß die Wände der aufbauenden Hyphen sich sklerotisieren. In dem sklerotisierten und toten Grundgewebe liegen die noch lebenden ascogenen Hyphen (Fig. 133 D). Bei Wiedereintritt des Lebens werden durch die ascogenen Hyphen die toten Gewebeteile allmählich resorbiert und die ascogenen Hyphen bilden Ascii aus. Manche ascogene Hyphen geben Seitenhyphen ab, die sich spiraling aufrollen, in das tote Sklerotiengewebe vordringen und durch Resorption dieses zum Verschwinden bringen. Die Gattung *Penicillium* ist hinsichtlich der Fruchtkörpergestaltung sehr formenreich. Bei der niederen Sektion, zu der z. B. *Penicillium luteum* Zuk. gehört, besitzen die Perithecien keine ausgeprägte Peridie, sondern zeigen noch Ähnlichkeit mit den *Gymnoascus*-Fruchtkörpern. Bei einer zweiten Gruppe (*Pen. stipitatum*) besitzen die Perithecien eine dichte Rinde, die zwei Schichten erkennen läßt, eine helle Innen- und eine dunkle Außenschicht. Die *Penicillium-crustaceum*-Gruppe besitzt sklerotisierte Fruchtkörper. Gemeinsam ist allen drei Gruppen, daß in dem fertilen Innengewebe die Ascii zu vielen und verstreut angeordnet sind, womit sie sich von der Gattung *Microeurotium* unterscheiden, bei der (z. B. bei *Micr. albidum*) das Ascogon unmittelbar zu einem einzigen Ascus wird, der von Hyphen umgeben ist, die ein Perithecium mit einer einzigen Schicht bilden (vgl. Fig. 101).

Höher sind die Perithecien der *Ophiostomataceae* entwickelt. Den primitivsten Typ stellen die Perithecien von *Microascus* dar. Sie unterscheiden sich von den *Aspergillaceen*-Perithecien insbesondere durch den Besitz eines echten Ostiolums. Infolge eines starken Wachstums der äußeren Perithecienschichten dürfte sich der apikale Teil des jungen Peritheciuns aufwölben und so an dem nach außen vorspringenden Scheitel eine Trennung der Apikalhyphen bewirken, wodurch die Mündung vorgebildet wird (schizogen). Bei Eintritt der Reife wird das Ascogon durch verstärktes basales Wachstum nach oben gedrückt. Von dem oben liegenden Ascogon gehen die ascogenen Hyphen nach unten ab. Die Perithecienvand besteht aus einer mehrere Zellagen mächtigen Rinde aus dickwandigen, kohligen Hyphen und einer nahezu ebenso mächtigen (etwa 5 Zellschichten) inneren Schicht aus dünnwandigen Hyphen. Gegen das Ostiolum zu finden sich kurze Periphysen, die wahrscheinlich der inneren, oberen Perithecienschicht entstammen, da an dieser Stelle diese innere Schicht fehlt. In der Regel kommt um jedes Ascogon ein eigenes Perithecium zur Entwicklung. Nicht selten kommt es aber vor (wie auch bei *Chaetomium*), daß mehrere Ascogene in ein Perithecium zusammengefaßt werden. In diesem Falle sieht man im Innern des Peritheciuns mehrere Ascusbildungsregionen. Die Ascosporen werden dann alle durch ein gemeinsames Ostiolum entleert, doch kommt es auch zur Ausbildung mehrerer Mündungen. Mit *Microascus* stimmt *Ophiostoma* im Bau der Perithecien überein, nur daß bei ihr das Ostiolum zu einem langen Hals, der aus einer meristematischen Schicht gebildet wird, ausgezogen ist (Rostrum genannt), der an seinem oberen Ende einen Kranz von frei endenden Hyphen trägt (Wimpern). Abweichend von *Microascus* ist die eigenartige Entstehungsweise der Ascii (s. unter Fortpflanzung).

Die Perithecien der „*Perisporiales*“ unterscheiden sich von denen der *Plectascales* in ihrem anatomischen Bau nur wenig. Sie sind wie jene angiomkarp. Sie enthalten mehrere bis viele Ascii; lediglich die Gattung *Sphaerotheca* besitzt Perithecien mit nur einem Ascus. Die Ascii sind nicht mehr regellos im Innern der Perithecien verstreut, sondern mehr oder minder deutlich zu einer Hymeniumpalisade zusammengeordnet. Die Perithecienvand ist kräftig ausgebildet und besteht aus mehreren Zellreihen. Die Ascii werden durch Zerfall der Perithecienvand frei. Bei den *Erysiphaceae* besitzen die Perithecien an der Außenwandung verschiedengestaltige Anhängsel, die in der Systematik einen großen Wert haben. In der Gattung *Phyllactinia* weisen die Perithecien

eigenartige Hyphen auf, die als Stelzfüße ausgebildet sind (s. diese; Fig. 23). Zwischen den Ascis sind in der Regel noch keine Paraphysen zu sehen. Die meisten „*Perisporiales*“ leben parasitisch, so besonders die *Erysiphaceae*. Die Peritheciensbildung setzt in allen bekannten Fällen am befruchteten Ascogon ein, sei es, daß das Ascogon durch ein Antheridium befruchtet wurde, oder daß sich auf autogame Weise die Kerne im Ascogon paarten. Das sich weiterentwickelnde Ascogon wird von Hüllhyphen umwickelt, die zum Teil der Ascogonmutterzelle oder Ascogonstielzelle entspringen. Wie auch bei den typischen *Sphaeriaceae* sind daneben wahrscheinlich auch andere Mycelhyphen am Aufbau der Peritheciens beteiligt. Das das Ascogon umgebende Grundgewebe des Peritheciens wird teilweise aufgelöst, wodurch der für die Ascis benötigte Raum gewonnen wird. Typische Peritheciensbildung zeigt die Gattung *Perispodium* (Beatus 1938), bei der das Perithecium aus dem Ascogonstiel hervorgeht. Bei einer anderen zu den *Perisporiales* gestellten Gattung, bei *Meliola*, weicht die Peritheciensbildung jedoch wesentlich von dem Normaltyp ab, so daß sie erst bei den stromatischen Fruchtkörpern besprochen werden wird.

Den eigentlichen Perithecienstyp finden wir bei den *Sphaeriales* s. str. verwirklicht. Hier besitzen die Peritheciens stets ein Stoma, das ein echtes Ostiolum darstellt (Fig. 135). Bei *Sordaria* z. B. entstehen die Peritheciens aus der Ascogonbasis. Der Ascogonmutterzelle entspringen zahlreiche Hyphen, die sich lebhaft verzweigen und die Perithecienswand bilden. Die Perithecienzellen umschließen anfangs das Ascogon enge. Später werden die Zellen in der Ascogonumgebung aufgelöst und es entsteht ein lysiger Hohlraum, in den die Ascis hineinwachsen. Vom Grunde des Peritheciens wachsen zwischen den Ascis die Paraphysen empor. Die Perithecienswand besteht aus zwei Schichten, die undeutlich und allmählich ineinander übergehen: Außen wird durch derbe Hyphen eine mehrschichtige Wand gebildet. Nach innen schließen sich mehrere Zellreihen etwas größerer, tangential gestreckter, dünnwandiger Zellen an. An deren Innenseite zieht sich rings um den Hals eine Schicht von Periphysen herum, die ähnlich den Paraphysen gebaut sind. Vor der Ascusreife wölbt sich der Perithecienscheitel durch verstärktes tangentiales Wachstum der peripheren Zellschichten empor und es bildet sich das Ostiolum. Die am Scheitel zusammenstoßenden Perithecienswandhyphen weichen auseinander und lassen eine schizogene Mündung entstehen, aus der die reifen Sporen entleert werden. Die Peritheciens der *Sphaeriales* sind meist schwarz und lederig oder kohlig. Sie entstehen entweder völlig oberflächlich oder einem Subiculum aufsitzend oder teilweise eingesenkt, bei anderen Formen auch auf oder in einem derben Stroma. Sie stellen aber dann im Gegensatz zu den stromatischen Pseudoperitheciens der *Pseudosphaeriales* stets eine eigene Bildung dar, die nicht vom Stroma ausgeht. Ihre Bildung wird auch bei Vorhandensein eines Stromas stets durch das Ascogon oder eine diesem entsprechende Hyphe eingeleitet, indem die Initialzellen des Peritheciens entweder einer Basalzelle des Ascogons oder einer „Archikarp“-Hyphe entspringen, nie aber dem stromatischen Gewebe angehören. Es zeigen sich aber auch verschiedene Abweichungen. So können bei manchen Gattungen beispielsweise Paraphysen fehlen, ebenso Periphysen. In wieder anderen Fällen sind statt der echten Paraphysen „Pseudoparaphysen“ vorhanden. Doch sind diese letzteren Formen wahrscheinlich nicht mehr als echte *Sphaeriales* zu bezeichnen, sondern müssen zu den später zu besprechenden *Ascoloculares* gezogen werden, während zu den echten *Sphaeriales* nur die *Ascohymeniales*-Typen gerechnet werden dürfen. Von den zahlreichen *Sphaeriales*-Typen können nur einige aufgeführt werden.

Bei vielen *Sphaeriaceae* entstehen die Fruchtkörper in der Weise, wie für *Sordaria* geschildert wurde. Die ersten Hyphen der Peritheciens entstammen demnach in der Hauptsache einer oder mehreren Basalzellen des weiblichen Kopulationsastes. Daneben beteiligen sich auch noch andere benachbarte Mycelhyphen am Aufbau des Peritheciens. Die Rinde und das Grundgewebe stellen in allen derartigen Fällen ein Pseudoparenchym dar; sie bestehen aus Hyphen, die apikal wachsen und durch ihre dichte Verflechtung ein Parenchym vortäuschen. Neben diesen Fällen gibt es aber auch solche, bei denen die Fruchtkörpergewebe ein echtes Parenchym darstellen, bei denen also die Zellen, die das Gewebe zusammensetzen, durch dreidimensionale Zellteilung entstanden sind, so z. B. bei *Sporormia intermedia* Auersw. (Fig. 134). Die Peritheciens nehmen ihren

Ursprung von einer Initialhyphe, die zunächst nur durch Querwände unterteilt ist. Bald treten dann Zellteilungen in longitudinaler Richtung zur Hyphe auf und ebenso wie in senkrechter Ebene. Es entsteht so ein Zellpaket von würfelartiger Beschaffenheit, das durch weitere Zellteilungen das Peritheciump herausbildet. Die fertigen Perithecien unterscheiden sich, abgesehen von der Zellteilung und dem Fehlen echter Paraphysen, von den pseudoparenchymatischen Perithecien nicht. Sie lassen die gleichen Strukturen erkennen, eine Rinde, die allmählich in das Grundgewebe übergeht, „Pseudoparaphysen“ und Periphysen, sowie ein Ostium (vgl. Pseudoperithecien). Bei den *Chaetomiaceae* sprossen aus den Seitenwänden und aus der Apikalregion der Perithecien Hyphen hervor, die verschiedenste Gestalten aufweisen können und in der Systematik als Merkmale verwendet werden. Viele Arten besitzen einen mächtig entwickelten terminalen Haarschopf, der sich aus gegabelten, rechtwinklig verzweigten oder zierlich aufgerollten oder geweihartig verzweigten Hyphen zusammensetzt, die eine stark verdickte Wandung aufweisen, in vielen Fällen außerdem stark inkrustiert sein können. Eigenartig gestielte Perithecien und auch Pycnidien, die grundsätzlich den gleichen Bau wie die Perithecien aufweisen, besitzt die Gattung *Teichospora* (*Amphisphaeriaceae*). Bei ihr scheint, wie bei *Sporormia*, die Peritheciengestaltung durch dreidimensionale Zellteilung vor sich zu gehen.

Die mit einem Ostium versehenen Perithecien von *Chaetomium* (s. str.), das in letzter Zeit irrtümlicherweise zu den *Plectascales* gestellt wurde, sind echte Perithecien, die mit denen von *Ophiostoma* nichts zu tun haben. Schon die Tatsache, daß ihre Ascii büschelartig am Grunde der Perithecien entspringen, läßt erkennen, daß die Perithecien echte Perithecien sein müssen, was auch der Fall ist (Greis 1941). Die Peritheciengestaltung wird durch das Ascogon eingeleitet. Aus der Stielzellenregion des Ascogons, das mehrzellig ist, entspringen Hyphen, die das Ascogon einhüllen und die Initialen der Perithecien darstellen. Neben diesen Hyphen beteiligen sich, wie bei anderen typischen *Sphaeriaceae*, auch angrenzende Mycelhyphen am Aufbau der Perithecien, wenn auch in geringer Zahl. Bei *Chaetomium Kunzeanum* Zopf (Fig. 135 A, B) kann die aus dem Ascogon hervorgehende ascogene Hyphe entweder noch vor der Hüllbildung oder nach dieser (indem die Hülle durchbrochen wird) weiterwachsen und sich nach einiger Zeit aufrollen und so einem zweiten, dritten usw. Fruchtkörper (vgl. Fig. 110). Bei dieser und auch anderen *Chaetomium*-Arten sind die Perithecien entweder völlig frei oder einem leichten Subiculum aufgelagert oder eingesenkt. Das Subiculum kann mitunter sehr derbe Ausbildung aufweisen und einen stromatischen Charakter annehmen. Werden die Perithecien innerhalb eines Subiculums oder Stromas angelegt, so läßt sich nachweisen, daß die Perithecienwand nicht dem Subiculum oder Stroma entstammt, sondern eine selbstständige Bildung darstellt und aus dem Ascogon oder der primären ascogenen Hyphe entstammt. Es handelt sich daher stets um ein echtes Peritheciump, und die Arten mit Ostium sind daher echte *Sphaeriaceae*. Über die mündungslosen Arten der Gattung liegen noch keine Untersuchungen vor. Die Ascii der mit Ostium versehenen Arten entstehen am Grunde des Peritheciump zu einem echten Hymenium verbunden, abweichend von denen der *Ophiostomataceae*. Ebenso sind echte Paraphysen vorhanden.

Bei manchen *Sphaeriaceen*-Gattungen finden sich neben der Hauptfruchtförm, den Perithecien, noch Nebenfruchtförm, die meist als Pycnidien ausgebildet sind, aber auch Abweichungen zeigen können, auf Grund deren es unmöglich ist, sie als Perithecien oder Pycnidien zu bezeichnen. Solche abweichende Fruchtkörper finden sich bei *Gnomonia venata* Kleb. (Fig. 136). Die Ascusfruchtförm stellt ein typisches Peritheciump dar, das völlig in das Substrat (Blätter von *Platanus*) eingesenkt ist. Nur das

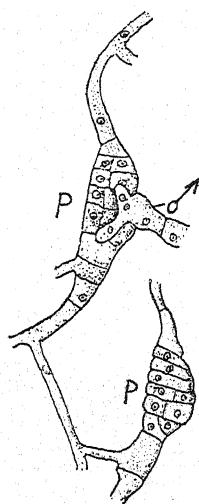


Fig. 134. *Sporormia intermedia* Auersw. Zwei junge Perithecioidenlager (P) und ein Antheridium. (Nach Dangeard.)

von neuem spiraling den Ursprung geben. Den Ursprung der Perithecien entweder völlig frei oder einem leichten Subiculum aufgelagert oder eingesenkt. Das Subiculum kann mitunter sehr derbe Ausbildung aufweisen und einen stromatischen Charakter annehmen. Werden die Perithecien innerhalb eines Subiculums oder Stromas angelegt, so läßt sich nachweisen, daß die Perithecienwand nicht dem Subiculum oder Stroma entstammt, sondern eine selbstständige Bildung darstellt und aus dem Ascogon oder der primären ascogenen Hyphe entstammt. Es handelt sich daher stets um ein echtes Peritheciump, und die Arten mit Ostium sind daher echte *Sphaeriaceae*. Über die mündungslosen Arten der Gattung liegen noch keine Untersuchungen vor. Die Ascii der mit Ostium versehenen Arten entstehen am Grunde des Peritheciump zu einem echten Hymenium verbunden, abweichend von denen der *Ophiostomataceae*. Ebenso sind echte Paraphysen vorhanden.

Bei manchen *Sphaeriaceen*-Gattungen finden sich neben der Hauptfruchtförm, den Perithecien, noch Nebenfruchtförm, die meist als Pycnidien ausgebildet sind, aber auch Abweichungen zeigen können, auf Grund deren es unmöglich ist, sie als Perithecien oder Pycnidien zu bezeichnen. Solche abweichende Fruchtkörper finden sich bei *Gnomonia venata* Kleb. (Fig. 136). Die Ascusfruchtförm stellt ein typisches Peritheciump dar, das völlig in das Substrat (Blätter von *Platanus*) eingesenkt ist. Nur das

halsförmig ausgezogene Ostium ragt über die Substratoberfläche hervor. Die Perithecienvand besteht aus mehreren Zellagen. Diese Peritheciens treten im Laufe des Frühjahrs auf den abgefallenen Blättern auf. Im Frühjahr vorher treten dagegen auf den Blättern eigenartig gestaltete Konidienlager, sogenannte *Acervuli*, zutage, die erste Nebenfruchtform von *Gnomonia venata*. Diese erste Nebenfruchtform wurde früher als *Gloeosporium nervisequum* Sacc. bezeichnet. Es sind Konidienpolster, die unter der Epidermis der *Platanus*-Blätter angelegt werden; sie besitzen keine besondere Rinde oder Hüllschicht. Nach außen treten sie als kleine Punkte in Erscheinung und sind anfangs noch von der Blattempidermis bedeckt. Gleichzeitig mit diesen *Acervuli* entstehen an den jungen Trieben, die soeben Knospen austreiben, (in den Lenticellen) Konidienlager, die scheibenartig sind und früher als *Discula Platani* Sacc. bezeichnet wurden. Klebahn (1905) stellte experimentell ihre Zugehörigkeit zu *Gloeosporium nervisequum* fest. Diese Konidienlager entbehren ebenfalls jeder Hüllbildung und die Konidien werden an kurzen Hyphen ausgebildet, die locker palisadenartig angeordnet sind. Sie stellen die zweite Nebenfruchtform dar. Im Herbst und Winter endlich tritt auf den Blättern eine dritte Nebenfruchtform zutage, die als *Sporonema Platani* Bäuml. bezeichnet wurde (*Fusicoccum veronense* Mass.). Diese Nebenfruchtform besitzt schwarze, perithecienvartige, angiokarpe Gehäuse. Die Rinde ist gut ausgebildet und besteht aus mehreren Zellagen. Die Konidien entstehen an längeren Konidienträgern. An den abge-

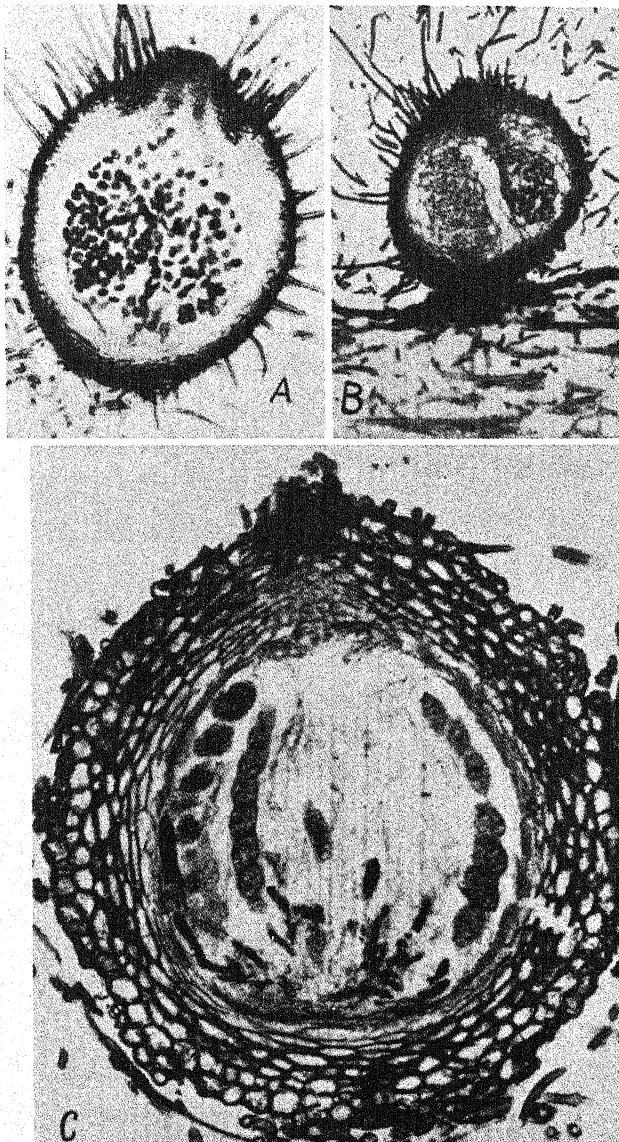
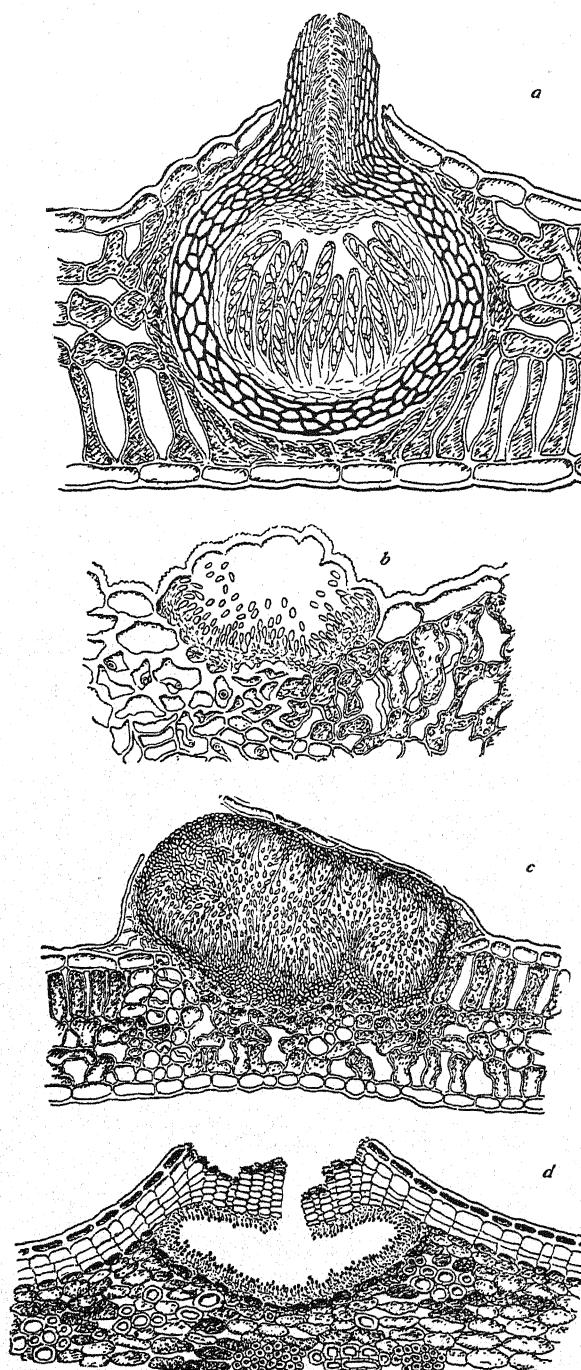


Fig. 135. A *Chaetomium Kunzeanum* Zopf. Längsschnitt durch ein reifes Perithecium mit Stoma. B *Chaetomium bostrychoides* Zopf. Längsschnitt durch ein zusammengesetztes Perithecium mit einem Stoma. C *Rosellinia reticulosa* Greis. Schnitt durch ein Perithecium mit jungen und reifen Ascis, sowie Stomaanlage. (A, B nach Greis, C nach Greis und Greis-Dengler.)



fallenen Blättern entstehen endlich im nächsten Frühjahr die anfangs geschilderten Perithecien von *Gnomonia venata*. Die Nebenfruchtformen 1 und 2 sind als Acervuli zu bezeichnen und gehören zu der Gruppe der flächenförmigen Fruchtkörper, die uns noch beschäftigen wird. Die Nebenfruchtform 3 (*Sporonema*) ist ein stromatisches Perithecium oder Pseudoperithecium, da seine Wände offensichtlich aus dem subikulär ausgebildeten Mycel entstehen. Sie gehören daher dem stromatischen Typ an, der noch besprochen werden wird. Von Interesse ist, daß bei ein und demselben Individuum verschiedene Fruchtkörpertypen vorkommen können, so Acer-vuli, die dem flächenförmigen Fruchtkörpertyp angehören, stromatische Perithecien und echte Perithecien. Während in der Familie der *Gnomoniaceae* die Perithecien frei stehen (auch wenn sie in das Substrat eingesenkt sind), sind die Perithecien der *Diatrypaceae*, *Valsaceae* und *Xylariaceae* in Stromata eingesenkt.

Fig. 136. *Gnomonia venata* (Sacc. et Speg.) Kleb. und ihre Nebenfruchtformen. a Hauptfruchtform; b 1. Nebenfruchtform, *Gloeosporium nervosum* (Fckl.) Sacc.; c 2. Nebenfruchtform, *Sporonema Platani* Bäuml.; d 3. Nebenfruchtform, *Discula Platani* (Pck.) Sacc.  
(Nach Klebahn aus  
Gäumann.)

Die beiden Familien der *Diatrypaceae* und *Valsaceae* unterscheiden sich nur durch die mehr oder minder deutliche Prägnanz ihrer Stromata, so daß sie zusammen behandelt werden. Beide Familien bilden ihre Peritheciens auf einem Stroma aus. Dieses ist bei den *Valsaceae* gegen das Substrat scharf abgegrenzt und verschiedengestaltig, meist polster- oder halbkugelförmig. Bei den *Diatrypaceae* ist es gegen die Umgebung nicht scharf abgegrenzt. Die *Valsaceen*-Stromata sind durch Verflechtung mit Substratteilen vermengt, so daß das Substrat stromatisch verändert erscheint und vielfach eine reinliche Trennung zwischen Substrat und Stroma schwer fällt. Je nach der Aus-

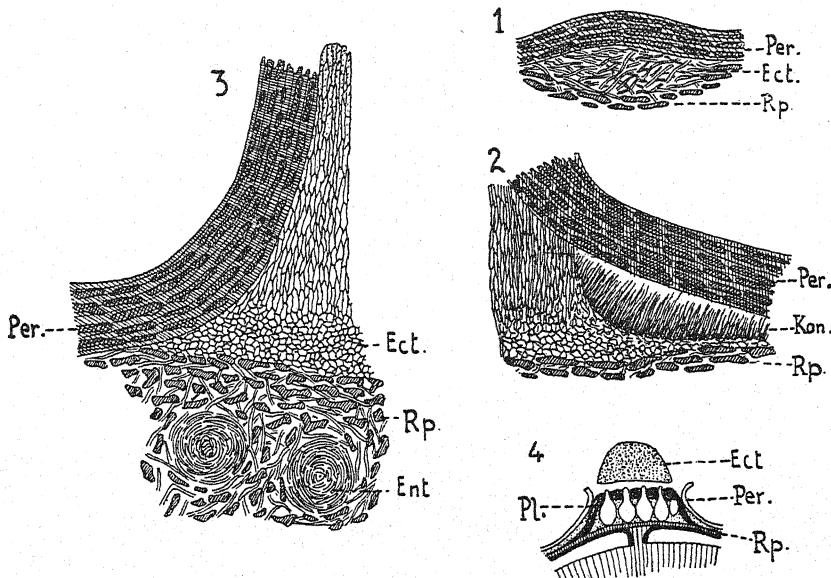


Fig. 137. *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fr. 1 Anlage des Ectostomas. Per. Periderm, Ect. Ectoderm, Rp. Rindenparenchym. 2 Älteres Stadium. Per. Periderm, Kon. Konidienlager, Rp. Rindenparenchym, Ect. Ectoderm kegelförmig emporgewachsen. 3 noch weiter entwickeltes Stadium. Im Entostroma junge Peritheciens (Ent); 4 reifer Fruchtkörper (schematisch), Ectoderm abgefallen, Pl. Placodium, sonst wie vorher. (Nach Ruhland aus Gäumann.)

bildung des Stromas lassen sich verschiedene Abschnitte an ihm unterscheiden, so das Ectostroma (Epistroma) und das Entostroma (Hypostroma). Den Bau des Stromas wollen wir an *Diatrype* kennenlernen, und zwar einmal bei einer Form, bei der der Peritheciensbildung eine Pycnidienbildung vorausgeht, und bei einer anderen Form, bei der an Stelle der Pycnidien ein einfaches Konidienlager gebildet wird.

Bei *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fr. läßt das Stroma zwei Schichten erkennen, das Ecto- und das Entostroma (Fig. 137). Man nennt ein solches zweiteiliges Stroma diplostomatisch im Gegensatz zu dem einteiligen monostomatischen Stroma. Das zur Fruchtkörperbildung schreitende Mycel verfliegt sich zwischen Periderm und Rindenparenchym zu einem dichten Polster, das allmählich eine kuppenförmige Gestalt annimmt und das Periderm vom Rindenparenchym absprengt. Über dem mittleren kuppelartigen Teil des Ectostromas, wie das Polster bezeichnet wird, wird das Periderm zersprengt und zugleich an den seitlichen Rändern des Stromas abgehoben. In dem dadurch entstehenden Hohlraum bildet sich ein Konidienlager aus, indem an dieser Stelle das Stroma zur Konidienabschnürung schreitet. Die an der Substratoberfläche sich befindenden Hyphen der Stromakuppe werden allmählich abgebaut, aber durch neue Hyphenelemente ersetzt, die von einem Meristem an der Kuppelbasis des Stromas neu gebildet werden. An der Kuppe bleibt das Stroma steril. Inzwischen breitet sich das Mycel auch im Rindenparenchym aus und bildet hier ebenfalls ein stromatisches

Gewebe, das als Hypo- oder Entostroma bezeichnet wird (Ruhland 1900). In diesem Entostroma befinden sich die spiralförmig aufgewundenen Ascogone, um die die Perithecienscheiden gebildet werden. Die nach außen gerichtete Oberfläche des Entostromas bildet sich hornartig um und es wird auf diese Weise das Ento- vom Ectostroma getrennt; diese hornartige Membran des Entostromas nennt man Placodium. Durch das Placodium senden die sich im Entostroma entwickelnden Perithecienscheiden halsartig ausgezogenen Ostiole empor. Zur Zeit der Verhornerung der Oberfläche des Entostromas hat die Konidienbildung des Ectostromas aufgehört und das Ectostroma wird kurz vor der Fertigung der Perithecienscheiden abgestoßen, so daß die durch das Placodium hindurchragenden Ostiole frei nach außen münden.

Von den typischen *Diatrype*-Stromata gehen verschiedene Entwicklungszweige ab. So kann entweder das Ectostroma eine Rückbildung erfahren, wie es bei manchen *Diatrypaceen*-Gattungen der Fall ist (z. B. bei *Diatrypella*), oder das Entostroma erleidet Rückbildungen und das Ectostroma ist dann stärker entwickelt, so bei den *Valsaceac*. Eine ähnliche Stromatentwicklung wie bei *Diatrype* finden wir bei der Gattung *Diaporthe*, die sich von *Diatrype* dadurch unterscheidet, daß die Konidien nicht auf Konidienlagern, sondern in Pycnidien gebildet werden. Die Entwicklung des Ectostromas verläuft zunächst in der gleichen Weise wie bei *Diatrype* und der kuppelförmige Scheitel des Stromas durchbricht die Peridermschicht der Substratpflanze (Fig. 138). Nun entstehen aber nicht an den seitlichen Bezirken außen die Konidien, sondern das Stromainnere bildet sich zu einer Pycnidie aus, in der Konidien abgeschnürt werden. Allmählich erlischt die Konidienbildung und von der Basis des Stromas wächst mitten durch das Pycnidium ein säulenartiges Gewebe polster empor, in dem die Perithecienscheiden zur Ausbildung gelangen. Eine eigenartige Pycnidienbildung zeigt *Diaporthe Berlesiana* Sacc. et Roumeg. (Fig. 138, 2). Über dem eigentlichen Pycnidium

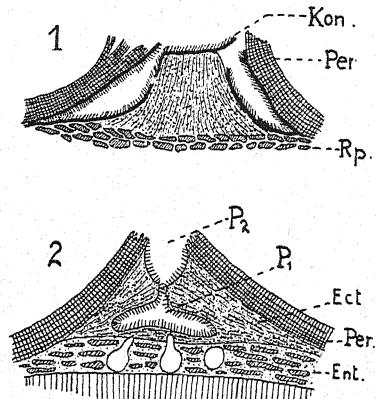


Fig. 138. 1 *Diaporthe leiphaemia* (Fr.) Sacc.  
Alte Pycnidie, Kon Reste des Konidienlagers, Per Periderm, Rp Rindenparenchym.  
2 *Diaporthe Berlesiana* Sacc. et Roumeg.  
Alte Pycnidie, P<sub>1</sub> primäre Pycnidie mit großen Konidien, P<sub>2</sub> sekundäre Pseudopycnidie mit kleinen Konidien, Ect Ectostroma, Per Periderm, Ent Entostroma.  
(Nach Ruhland aus Gäumann.)

entsteht ein zweites Scheinpycnidium, indem die Scheitelfläche des Ectostromas sich ebenfalls an der Konidienbildung beteiligt. Die konidienbildende Scheitelfläche kann dabei eine pycnidiumartige Gestalt erreichen. Die Konidien des Scheinpycnidiums sind kleiner als die des wahren Pycnidiums. Das Entostroma erleidet bei *Diaporthe* ebenfalls eine Rückbildung, indem an seinem Scheitel kein Placodium mehr ausgebildet wird. Das Ecto- und Entostroma sind daher nicht mehr so scharf voneinander getrennt wie bei *Diatrype*, und das Stroma nähert sich dem monostromatischen Typ. Die Perithecienscheiden dringen durch das Ectostroma hindurch ins Freie, das nicht mehr abgestoßen wird, sondern allmählich zerfällt.

Noch mehr verwischt sich der Unterschied zwischen Ecto- und Entostroma in der Gattung *Endothia*. Mit seiner Rückbildung erleidet das Ectostroma einen Funktionswechsel. Hat es ursprünglich bei *Diatrype* als Perforatorium zur Abhebung des Periderms gedient, so erfüllt es schließlich nur mehr die Aufgabe einer Deckschicht für die Peritheciestromata (Entostromata). Umgekehrt verliert das Entostroma in der Gattung *Melanconis* allmählich an Bedeutung und das Ectostroma entwickelt sich dagegen kräftiger. Das Entostroma ist schließlich überhaupt nicht mehr als Stroma ausgebildet, sondern stellt nur noch ein lockeres Hyphengeflecht dar, in dem die Perithecienscheiden entstehen, deren lange Ostiole das kräftig entwickelte Ectostroma durchbohren. Das Ectostroma erhält in der Gattung *Melanconis*, ähnlich wie das Entostroma bei *Diatrype*, ein derbes Placodium (sogenannte Mündungsscheibe). Bei der Gattung

*Pseudovalsa* endlich ist das Entostroma völlig verschwunden und die Peritheciens werden vom Ectostroma gebildet. Dieses hat daher alle Funktionen übernommen. Es sprengt als Perforatorium das Periderm und bringt die Peritheciens hervor. Es handelt sich in diesen Fällen um ein monostromatisches Gebilde (manchmal auch haplostromatisch genannt). Das Placodium wird ebenfalls vom Ectostroma gebildet. Ein solches Placodium bezeichnet man als Ectoplacodium im Gegensatz zu dem Endoplacodium, das vom Entostroma gebildet wird. Die Gattung *Valsa* besitzt diplostromatische Stromata.

Eine andere Stromabildung zeigen die *Xylariaceae*, deren Stromata durchwegs monostromatisch und als extreme Fortführung der Reduktion der *Diatrypeen*-Stromata zu betrachten sind. Das Stroma der *Xylariaceae* ist nicht nur mächtig ausgebildet, sondern zeigt besonders in den Gattungen *Xylaria*, *Poronia* und *Thamnomyces* keulen-, hut- oder strauchförmige Gestalt. Bei den niederen *Xylariaceae* sind die Stromata noch intramatikal angelegt, bei den höheren entwickeln sie sich extramatikal. Von gestaltlosen Stromata zeigt sich eine allmählich aufsteigende Organisationshöhe. In der Gattung *Hypoxylon* ähneln sie den Stromata der höheren *Hypocreales*. Die häufigste und bekannteste Form der Stromata stellen diejenigen von *Hypoxylon coccineum* und *H. fuscum* dar, die in großer Zahl Laubäste überziehen und durch ihre Farbe auffallen (Fig. 139 A). Der Peritheciensbildung geht meist eine lebhafte Konidienbildung voraus, die an der Stromaoberfläche erfolgt, aber nicht auf diesen Ort beschränkt zu sein braucht. Die Stromata bilden schöne, kugelige Gebilde von beachtlicher Größe. Im Innern bestehen sie aus einem homogenen Gewebe, doch können sie auch konzentrische Zonung zeigen, so in der Gattung *Daldinia*.

Unmittelbar unter der Oberfläche sind die Peritheciens eingesenkt. Bei *Hypoxylon* überziehen sie die ganze freie Fläche der Stromata, bei *Xylaria* sind sie dagegen auf bestimmte Zonen beschränkt. Allgemein bekannt ist *Xylaria hypoxylon* Grev. an faulenden Stümpfen von Laubholz, insbesondere Buchenholz. Einzelne Mycelteile ordnen sich zu dichten Strängen an, die sich vom Substrat abheben und zu den bekannten keuligen oder geweihförmigen Stromata werden. Die Rinde dieser Stromata ist schwarz und zeigt pseudoparenchymatische Struktur, während das helle Markgewebe prosoplectenchymatisch ist. *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev. besitzt keulige Stromata, die bis einige cm Dicke erreichen können (Fig. 140). *Xyl. hypoxylon* hat zierlich verzweigte Stromata, von geweihartigem Aussehen. Die Spitze des Stromas ist lange weiß und von palisadenförmigen Konidienträgern dicht überzogen. Die Konidien werden vom Herbst bis in den Winter in großer Zahl erzeugt. Im folgenden Frühjahr verdicken sich die Stromaspitzen und es erscheinen die Peritheciens, die zu vielen nebeneinander ausgebildet werden. Bei *Thamnomyces* verzweigen sich die Stromata wiederholte Male sympodial. Die letzten Verzweigungen der zierlichen,

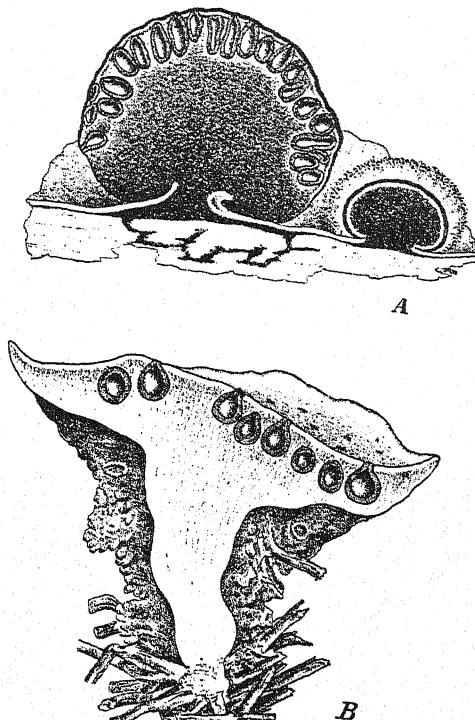


Fig. 139. A *Hypoxylon coccineum* Bull. Links Peritheciestroma mit Peritheciens, rechts Stroma mit Konidien. B *Poronia punctata* (L.) Fr. Stroma im Längsschnitt mit Peritheciens. (A, B nach Tulasne.)

bäumchenförmigen Äste tragen an ihrer angeschwollenen Spitze je ein Perithecium. Bei *Poronia* sind die Stromata scheibenförmige, gestielte Gebilde, die an ihrer Oberfläche anfangs Konidien abschnüren, später unregelmäßig verteilte Peritheciens hervorbringen (Fig. 139 B). Auf die zahlreichen übrigen Abwandlungen der Stromata kann hier nicht eingegangen werden.

## 2. Das Pseudoperithecium.

Die hier behandelten Fruchtkörper sind keine echten Peritheciens, sondern stromatische Gebilde. Die Perithecienvände werden bei den echten Peritheciens, wie im Vorigen geschildert, größtentheils vom Ascogon (Basalzellen, Stielzellen) gebildet, und die Perithecienvbildung wird durch einen irgendwie gestalteten Befruchtungsvorgang ausgelöst. Anders verhält es sich bei den stromatischen Pseudoperitheciens. Hier entstammt die Wand nicht dem Ascogon oder dessen Ersatzorgan (weiblicher Kopulationsast, fertile Hyphe), sondern dem Fruchtkörperstroma, und die Pseudoperithecienvbildung wird nicht durch einen Befruchtungsakt eingeleitet, sondern in den sich bildenden Pseudoperitheciens treten erst die fertilen Hyphen oder Zellen zutage. Dementsprechend sind auch die Paraphysen der echten Peritheciens hier nicht vorhanden, sondern deren Analogie entstammt dem Stroma. Sie werden daher Pseudoparaphysen, Paraphysoiden oder Interthelialfasern genannt. Sie sind in der Regel aus mehreren Hyphen zusammengesetzt und stellen dünne Hyphenstränge dar, zwischen die sich die entwickelnden Asci einschieben, enden daher auch nicht über den Asci frei, sondern sind in der subascalen und epiaascalen Schicht des Stromas verankert. Später reißen die Interthelialfasern unten ab und hängen als dünne Hyphenstränge von der Decke des Stromas in den Hohlraum herab. Die Asci sind in den Pseudoperitheciens nicht zu Hymenien zusammengeschlossen, sondern sie befinden sich einzeln oder zu wenigen in sogenannten Loculi, die durch die Interthelialfasern voneinander getrennt sind. Die Formen mit derartigen Pseudoperitheciens werden unter der Reihe der *Ascomycetes* zusammengefaßt (Fig. 141). Man kann die Pseudoperitheciens wohl als selbständige gewordene Partien eines Stromas zusammenfassen. Kommt das umgebende Stroma gewebe völlig zum Verschwinden, wie dies z. B. bei den *Mycosphaerellaceae* und *Pseudosphaeriaceae* der Fall ist, und besitzt überdies, wie bei den beiden Familien, jedes Stroma nur ein einziges Pseudoperithecium, das sich außen abrundet, so wird ein echtes Perithecium vorgetäuscht. Bei anderen Familien, so den *Dipteridaceae*, behält aber das Stroma, das hier meist mehrere Pseudoperitheciens aufweist, seinen Charakter mehr

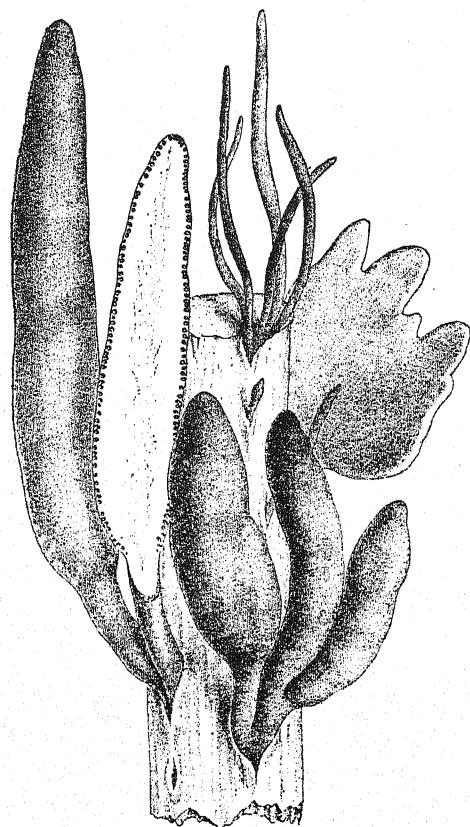


Fig. 140. *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev. Stroma verschiedener Form, eins im Längsschnitt.  
(Nach Tulasne aus Pfl.fam. 1. Aufl.).

mit derartigen Pseudoperitheciens zusammengefaßt (Fig. 141). Man kann die Pseudoperitheciens wohl als selbständig gewordene Partien eines Stromas zusammenfassen. Kommt das umgebende Stroma gewebe völlig zum Verschwinden, wie dies z. B. bei den *Mycosphaerellaceae* und *Pseudosphaeriaceae* der Fall ist, und besitzt überdies, wie bei den beiden Familien, jedes Stroma nur ein einziges Pseudoperithecium, das sich außen abrundet, so wird ein echtes Perithecium vorgetäuscht. Bei anderen Familien, so den *Dipteridaceae*, behält aber das Stroma, das hier meist mehrere Pseudoperitheciens aufweist, seinen Charakter mehr

oder minder bei. Die Pseudoperithecien können dem Stroma aufsitzen oder völlig in dasselbe eingesenkt sein und sind im letzteren Falle durch Stromaüberreste voneinander getrennt. Man bezeichnet die Pseudoperithecien auch vielfach als Konzeptakel; doch ist der Name recht unglücklich gewählt, wie bei der Besprechung der *Myriangiales* sich zeigen wird. Es ist daher die Bezeichnung „Pseudoperithecien“ gewählt. Bei den *Pseudosphaeriales* sind die Ascis vielfach noch zu einem Scheinhymenium angeordnet, während sie bei den *Mycosphaerellaceae* am Grunde der Pseudoperithecien zu einem Büschel angeordnet sind (Fig. 142).

Im Gegensatz zu den ascohymenialen Perithecien (und auch Apothecien) besitzen die Pseudoperithecien kein Ostium. Wohl weisen viele Arten eine Mündung auf, die aber nur einen Porus darstellt, der dadurch entsteht, daß am Scheitel des Pseudoperitheciums das Gewebe verwittert und zerfällt. Die Mündung entsteht daher nicht durch schizogene Vorgänge bei der Perithecienreifung, wie dies bei den echten Perithecien der Fall ist, ist also nicht präformiert, sondern nachträglich entstanden. Hinsichtlich der Entstehung der Pseudoperithecien lassen sich zwei Typen unterscheiden. Beim ersten, der auch *Endostigmen*-Typ genannt wird (Gäumann 1940), entsteht die Anlage der Pseudoperithecien durch allseitige Teilung einer Hyphe, die gewunden ist; beim zweiten Typ, dem sogenannten *Pleospora*-Typ, geht die Entwicklung von einer einzigen Zelle aus, die sich nach den drei Dimensionen teilt (vgl. *Sporormia*). Wesentlich ist, daß die Einleitung der Fruchtkörperbildung nicht durch das Ascogon oder dessen Ersatzorgan, sondern durch eine stromatische Hyphe oder Zelle vollzogen wird. Die fertilen Zellen beteiligen sich im Gegensatz zum echten Peritheciun in keiner Weise am Aufbau der Pseudoperithecienwandung, ja sie liefern nicht einmal die „Paraphysen“ bzw. in dem vorliegenden Falle die Interthelialfasern. Diese werden vielmehr ebenfalls vom stromatischen Gewebe, das die Pseudoperithecien bildet, hervorgebracht. Damit ist eine scharfe Trennung zwischen den Perithecien und Pseudoperithecien gegeben, die, so scharf sie theoretisch ist, bisher nur in wenigen Fällen als solche zu werten ist, da nur entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen darüber Auskunft erteilen können, nicht aber die Untersuchung fertiger Fruchtkörper, zumal die fertigen

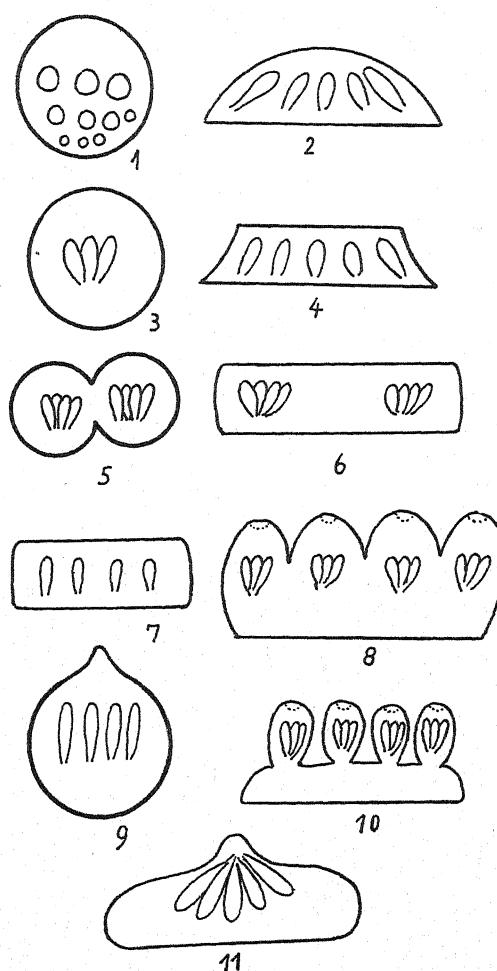


Fig. 141. Verschiedene *Ascoloculares*-Fruchtkörper, schematisch. 1 *Myriangium*, 2 *Microthyrium*, 3, 5 *Mycosphaerella*, 4 *Niessella*, 6 *Euryachora*, 7 *Bagnisia*, 8 *Botryosphaeria*, 9 *Pleospora*, 10 *Cucurbitaria*, 11 *Loranthomyces* (sog. *Katothecium*). (Abgeändert nach Nannfeldt.)

bzw. in dem vorliegenden Falle die Interthelialfasern. Diese werden vielmehr ebenfalls vom stromatischen Gewebe, das die Pseudoperithecien bildet, hervorgebracht. Damit ist eine scharfe Trennung zwischen den Perithecien und Pseudoperithecien gegeben, die, so scharf sie theoretisch ist, bisher nur in wenigen Fällen als solche zu werten ist, da nur entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen darüber Auskunft erteilen können, nicht aber die Untersuchung fertiger Fruchtkörper, zumal die fertigen

Pseudoperithecien in vielen Fällen nicht von echten Perithecien zu unterscheiden sind, wie der im folgenden besprochene Fall von *Mycosphaerella* zeigt. Je weiter unsere Kenntnisse in der Entwicklungsgeschichte fortschreiten, desto größere Umstellungen werden sich bei den Perithecien besitzenden Ascomyceten ergeben. Manche *Sphaciaceae* wird den Platz vertauschen und zu den *Ascoloculares* wandern müssen. Wir stehen hier erst am Anfang des Umbruchs.

Beim *Endostigme*-Typ entsteht das Pseudoperithecium über einer aufgeknäuelten oder aufgerollten Hyphe. Am eingehendsten ist die Entstehung der Fruchtkörperanlagen bei *Endostigme inaequalis* Syd. (= *Venturia inaequalis* Wint.) bekannt. Eine Hyphe rollt sich spiralig auf und die Wände der Hyphe verdicken sich an der nach außen gerichteten Seite. Durch weitere Zellteilungen wird das Knäuel immer dichter und die Zellen legen sich zu einem plectenchymatischen Gewebe zusammen (vgl. Fig. 105). Die äußeren Zellen strecken sich in die Länge und bilden eine einreihige Zellschicht. In den inneren Zellen beginnt eine Differenzierung und es erscheint eine δ-ähnliche

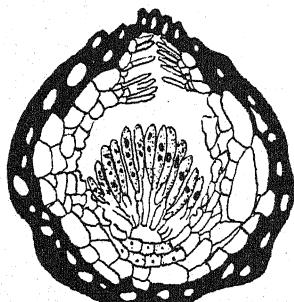


Fig. 142. *Mycosphaerella tulipiferae* (Schw.) Higg. Halbkreisförmiges Pseudoperithecium mit Ascusbüschel. (Nach Higgins.)

Hyphe, deren Zellen im Gegensatz zu den meist einkernigen Rindenzellen bis vier Kerne aufweisen. Diese Hyphe wird zum Ascogon. Ihre Endzelle wächst durch die Rinde hindurch und wird zur Trichogyne, die von einem von außen kommenden Antheridium, das an der Spitze verzweigt ist, umklammert wird. Im Innern erfolgt nach der Befruchtung die Ascusbildung. Unterdessen wird die Wand des Pseudoperitheciums mehrschichtig. Die äußeren Zellschichten sind mit dichten Wänden versehen, die inneren weisen dünne Wände auf. Die Zellen der inneren Wandschichten bilden die „Paraphysen“ aus, die als Interthecialhyphen zu bezeichnen sind, da sie nicht von einer Zelle oder von mehreren Zellen der fertilen Hyphe gebildet werden, sondern von dem Pseudoperithecium, das ebenfalls nicht einer Zelle der fertilen Hyphe entstammt; sondern umgekehrt entstammt die fertile Hyphe dem perithecialen Gewebe.

Ein Stroma fehlt bei *Endostigme*. Vor der Pseudoperitheciusbildung werden im Laufe des Sommers am Mycel Konidien gebildet, die dem Fusicladium-Typ angehören (= *Fusicladium dendriticum* Fckl.).

Eine ähnliche Entwicklung wie *Endostigme* besitzt die Gattung *Mycosphaerella*, so *Myc. tulipiferae* (Schw.) Higg., die auf *Liriodendron tulipifera* parasitiert. Im Laufe des Sommers entstehen Konidien auf sogenannten Aceruli; das sind flache Polstermycelien. Gegen Ende des Sommers kommt eine zweite Nebenfruchtform zur Entwicklung, Pycnidien, und zwar hauptsächlich auf der Blattunterseite. In ihnen werden Konidien ausgebildet, die kleiner sind als die auf den Aceruli ausgebildeten und daher im Gegensatz zu denen, die als Macrokonidien bezeichnet werden, Microkonidien heißen. Ihre Bildung weicht von der der Pycnosporen etwas ab. Während die Pycnosporen bei den Nebenfruchtformen der *Ascomyces* (den sogenannten *Fungi imperfecti*) am Ende von Konidienträgern exogen abgeschnürt werden, werden die Microkonidien von *Mycosphaerella* endogen ausgebildet (vgl. Fig. 104). Die konidientragenden Hyphen verzweigen sich ab und zu. Außer den Querwänden sind auch Längswände ausgebildet. Der Kern der Zellen dieser Hyphen teilt sich zweimal; jeder Kern umgibt sich mit einem Plasmaballen, und der Protoplast tritt als stäbchenförmige Microkonidie von bakterienartigen Ausmaßen nach außen. Etwa gleichzeitig erfolgt die Anlage der Pseudoperithecien nach dem *Endostigme*-Typ. Eine Hyphe knäult sich an ihrem Ende auf und in ihrem Innern erscheint ein einzelliges und einkerniges Ascogon mit einer Trichogyne, die wie bei *Endostigme* durch die Rinde des Pseudoperitheciums ins Freie dringt und von wahrscheinlich nur einer Microkonidie befruchtet wird. Die Rinde wird inzwischen ein bis drei Zellagen dick und die Wände verdicken sich stark. Nach innen bildet sich ein großzelliges Pseudoparenchym mit dünnen Zellwänden aus. Im Innern werden die Zellen bei beginnender Ascusbildung wahrscheinlich lysigen aufgelöst, und so wird

der Raum für die Ascii geschaffen. Am Scheitel des Pseudoperitheciums entsteht durch Zerfall der Rinde ein Porus. Die ascogenen Hyphen entspringen dem einzelligen Ascogon und die Ascii sind büschelförmig angeordnet. Von den inneren Rindenzellen werden am Scheitel des Pseudoperitheciums kurze Periphysen ausgebildet. Paraphysen fehlen, ebenso Interthecialfasern. Bei der genannten Art sind die Pseudoperithecien monosporig, bei anderen Arten, so bei *Myc. arachidicola* Jenkins (1939), sind sie dagegen polyascogon. Da die Fruchtkörper vor der Ascogonbildung entstehen, so sind sie wie bei *Endostigme* Pseudoperithecien. (Fig. 142).

Bei anderen Gattungen entwickeln sich die Pseudoperithecien nach dem sogenannten *Pleospora*-Typ. Hier entsteht das Pseudoperithecium nicht aus einer aufgeknäuelten Hyphe, sondern aus einer Zelle, die sich durch dreidimensionale Teilungen zu einem Fruchtkörper umgestaltet. Hierher zählen z. B. die Gattungen *Sporomia* (Arnold 1928), ein Teil von *Aithaloderma* (Fraser 1935) u. a. Diesen Typ wollen wir bei der *Dothideaceae Lasiobotrys Lonicerae* Kze. besprechen (Arnau d 1925; Killian 1938). Die Pseudoperithecien entstehen auf einem Stroma (Fig. 143). Die Stromata dieses Pilzes sind durch ihre Stelzen bekannt (Neger 1913), mit deren Hilfe sie vom Substrat abgelöst werden, sobald sich die Pseudoperithecien gebildet haben. Der Pilz lebt auf *Lonicera*-Arten. Die Hyphen des Mycels dringen ins Blattinnere vor und entwickeln ein dichtes Stroma von plectenchymatischer Natur. Ein Teil der Oberflächenhyphen wächst zu den Stelzenhyphen aus. Zwischen diesen entwickeln sich seitlich am Stroma die Pseudoperithecien. Ihre Anlage vollzieht sich in der Weise, daß eine über die Stromaoberfläche hervorragende Zelle sich wiederholte Male tangential und radial teilt und so ein echtes Parenchym hervorbringt, dessen Oberflächenzellen sich bräunen, ihre Wand verdicken und so eine wenige Zellagen starke Rinde bilden. Im Innern kommt ein großzelliges Parenchym zur Ausbildung. In diesem Parenchym treten die ascogenen Hyphen auf, die ihre Entstehung wahrscheinlich der Fusion von vegetativen Hyphen oder Zellen verdanken. Mit dem Einsetzen der Ascusbildung löst sich das gesamte Stroma mit Hilfe der Stelzenhyphen vom Substrat los, nachdem es durch seine Vergrößerung die Epidermis des Blattes bereits gesprengt hat. Mit fortschreitender Ascusbildung schrumpft das Stroma immer mehr zusammen und dient wahrscheinlich der Ernährung der Pseudoperithecien, wie dies beim Mutterkorn (*Claviceps*) und manchen *Basidiomyceten*-Sklerotien (*Typhula*) der Fall ist, bei denen die Sklerotien ebenfalls mit fortschreitender Fruchtkörperbildung zusammenschrumpfen.

Die *Pseudosphaeriales* gehören alle dem einen oder anderen der drei besprochenen Typen an. Aber nicht in allen Fällen findet sich der eine oder andere Typ in seiner reinen Ausprägung; zum Teil sind unsere Kenntnisse auch zu gering, um ein letztes Urteil zu fällen. Die Ausprägung der fertigen Pseudoperithecien ist eine verschiedene, je nachdem die Lebensweise des Pilzes saprophytisch oder parasitisch ist. Auch ist es von Bedeutung, ob Ecto- oder Endoparasitismus vorliegt, ob die Perithecien frei am Mycel entstehen oder einem Subiculum eingesenkt sind oder in einem Stroma angelegt werden, ferner, ob sich das Stroma an der Pseudoperitheciengestaltung ganz oder nur teilweise beteiligt u. a. m. So ist bei den *Dothioraceae* das Stroma noch einfach gebaut und in seinem Innern werden noch keine eigentlichen Pseudoperithecien entwickelt, so z. B. bei *Bagnisiella*, wo die Ascii zu einem Pseudohymenium

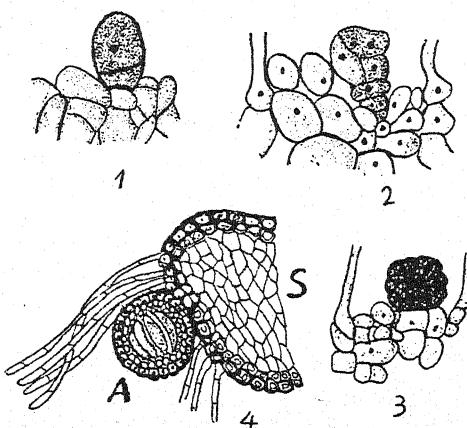


Fig. 143. *Lasiobotrys Lonicerae* Kze. 1—3 verschiedene Stadien der Pseudoperitheciengestaltung; 4 Stroma (S) mit einem halberufenen Ascokarp (A). (1—3 nach Killian, 4 nach Arnau d.)

an der oberen Hälfte des Stromas angeordnet sind und das ganze Stroma sich als eine Art Peritheciump verhält (Fig. 144 A). Bei der Gattung sind Interthelialfasern vorhanden, die von dem sogenannten interthelialen Stroma gebildet werden, als Hyphenstränge zwischen den Ascis von unten nach oben verlaufen und sowohl oben wie unten verankert sind. Bei anderen Gattungen ist dagegen ins Stroma eine kleinere oder größere Zahl von Pseudoperithecien (manchmal als Konzeptakeln bezeichnet) eingebettet, so bei *Bagnisiopsis*. Bei den *Pseudosphaeriaceae*, so bei *Pleospora*, bildet sich das

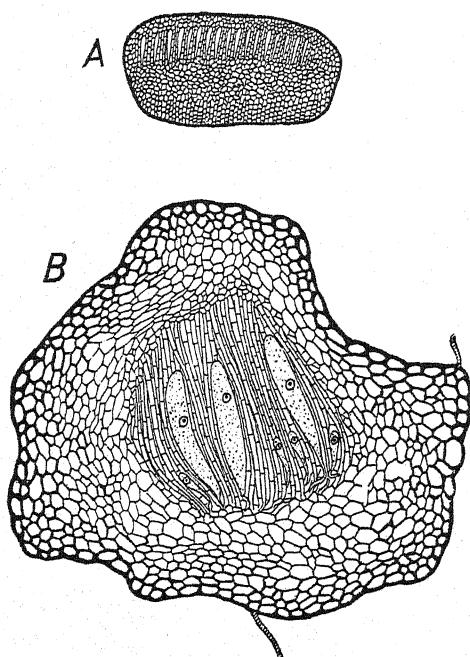
ganze Stroma zu einem Pseudoperitheciump um (Fig. 144 B). Die Ascis sind anfangs in noch geringer Zahl einzeln in Loculi eingehüllt; zwischen ihnen verlaufen die zunächst aus vielen Hyphen bestehenden Interthelialfasern von unten nach oben, die durch weitere dazwischengeschaltete Ascis in immer dünnere Stränge aufgespalten werden und schließlich nur noch aus wenigen Hyphen bestehen, aber noch mit der Stromabasis und dem Stomascheitel zusammenhängen. Die Ausgestaltung der Stromata und Pseudoperithecien kann noch so verschieden sein, stets aber handelt es sich um Pseudoperithecien, die entweder nach dem *Endostigme*- oder nach dem *Pleospora*-Typ entstehen.

Bei *Myriangium Duriaeum* Mont. geben die Stromata Äste ab, die an ihrem Ende das ascusbildende Gewebe ausbilden und als Konzeptakeln bezeichnet werden. Diese stellen pseudoperithecienartige Gebilde dar. Die Ascis entstehen in der obersten schalenartigen Zone der diskusartigen Scheibe. Durch Zerbröckeln der Deckschicht werden die Sporen frei. Erst nach der Fertigung der Konzeptakeln treten die ascogenen Hyphen in Erscheinung. Paraphysen fehlen (Fig. 145).

Im Anschluß an die Pseudoperithecien seien eigenartige Fruchtkörperperfor-

Fig. 144. A *Bagnisiaustralis* Speg. Längsschnitt durch ein Stroma mit Ascis. B *Pleospora herbarum* (Pers.) Rabh. Längsschnitt durch ein Pseudoperitheciump mit jungen Ascis und Interthelialhyphen. (A nach Theissen und Sydow, B nach Arnaud, aus Gäumann.)

men besprochen, deren Eingliederung trotz einiger klärender Untersuchungen noch nicht in befriedigender Weise vorgenommen werden kann, die Fruchtkörper der *Oxygenaceae* und *Elaphomycetaceae*. Diese Pilze werden heute zu den *Plectascales* gestellt, da ihre Ascis regellos angeordnet sind, doch muten sie hier recht fremdartig an. Die *Oxygenaceae* leben epigaeisch, die *Elaphomycetaceae* hypogaeisch. Die Fruchtkörper von *Oxygenia equina* stellen z. B. gestielte-köpfchenförmige Fruchtkörper mit einer kräftig entwickelten Peridie dar (Fig. 146). Die Ascis liegen regellos zwischen Hyphen, die noch zur Reifezeit vorhanden sind und als Capillitium angesprochen werden. Neuerdings wurde eine tropische Art, *Dendrosphaera Eberhardtii* Pat., näher bekannt (Boedijn 1935). Die bis zu 25 cm hohen Fruchtkörper sind geweihartig verzweigt und jeder Zweig endet mit einem Konzeptakel. Die Konzeptakel besitzen eine Rinde und die fertile Innenpartie (Gleba) wird durch sterile Geflechtsadern (Tramaadern) in Felder aufgeteilt, die mit den Ascis angefüllt sind. Je ein Ascus liegt in einer Kammer (Fig. 147). Durch Zerfall der Ascis werden die Sporen bald frei und von Hyphen dicht umwachsen. Derartige Hüllen um die Sporen stehen bei den *Ascomycetes* völlig isoliert da und erinnern an die schon genannten Carpospore bei *Endogone* (s. knäuelförmige Fruchtkörper).



Ähnlich gebaut wie die Fruchtkörper von *Dendrosphaera* sind jene von *Trichocoma* (Fig. 148). Die Sporen werden von den zu Capillitiumfasern umgewandelten Glebahyphen aus dem aufreibenden Fruchtkörper herausgestoßen (Boedijn 1935).

Eine eigenartige Fruchtkörperentwicklung, die an den lakenären Typ der *Sclerodermatinae* erinnert, besitzt *Ascoscleroderma cyanosporum* (Tul.) Clém. (Clémencet 1932), das zur Zeit zu den *Elaphomycetaceae* gestellt wird. Die jungen Fruchtkörper lassen eine äußere und eine innere Zone erkennen (Fig. 149). In letzterer liegen der Sexualapparat und die ascogenen Hyphen. Sobald sich letztere entwickeln, tritt über der inneren Gewebezone (fertile Zone) ein Spalt auf und die äußere Gewebezone (sterile Schicht) differenziert sich in eine äußere Hülle und eine zweischichtige Rindenschicht (äußere und innere Rinde). In den Spalt der künftigen Gleba wachsen die sekundären ascogenen Hyphen sowie steriles Füllgewebe ein, und es werden die Ascii gebildet. Die Gattung *Elaphomyces* besitzt Fruchtkörper mit nur einer einfachen Rinde, an deren Oberfläche besonders ausgestaltete Warzen vorhanden sind (Fig. 150). Nach der regellosen Ascusanordnung werden die Fruchtkörper der *Elaphomycetaceae* zu den *Plectascales* gestellt, doch befriedigt diese Einordnung nicht. Die eigenartige Fruchtkörperentstehung, besonders bei *Ascoscleroderma*, geht weit über den Rahmen der *Plectascales* hinaus. Ob die Gattungen nicht völlig von den *Plectascales* abgetrennt werden müssen, ist daher in Betracht zu ziehen. Man könnte sich vorstellen, daß in der eigenartigen Kammerbildung bei *Ascoscleroderma* eine Parallel zu den Kammerbildungen der *Tuberales* zu erkennen ist. Die Stellung der *Elaphomycetaceae* ist daher noch völlig ungewiß.

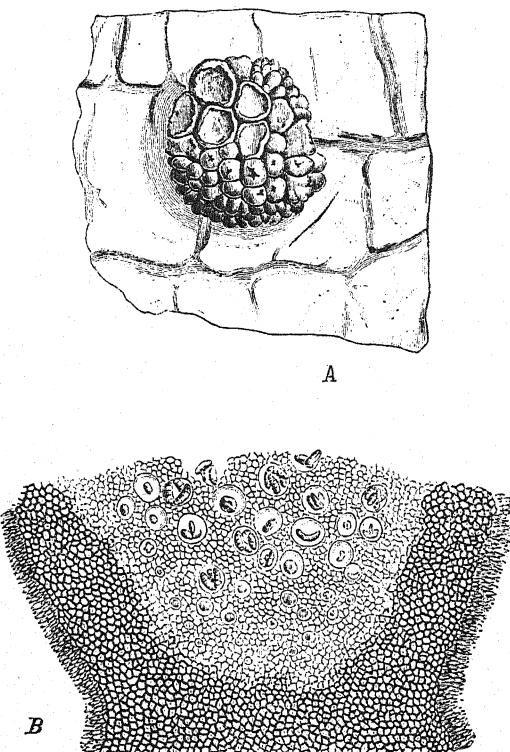


Fig. 145. *Myriangium Duriae*; Mont. A Stroma mit mehreren Konzeptakeln; B ein Konzeptakel im Längsschnitt. (Nach Millardet, aus Pilzfam. 1. Aufl.)

### 3. Die Stromatothecien.

Die Stromatothecien oder stromatischen Pseudoperitheciens schließen sich eng an die Pseudoperitheciens an und sind mit ihnen durch alle Übergänge verbunden. Man versteht darunter solche Pseudoperitheciens, die aus einem Stroma hervorgehen, wobei sich das ganze Stroma in ein einziges Pseudoperithecium umbildet. Es kann daher das Pseudoperithecium von *Pleospora*-ähnlichen Formen schon als ein Stromatothecium bezeichnet werden. Als ein Beispiel für diese Art Fruchtkörper sei *Meliola* genannt (Fig. 151), die wegen der angiocarpes Fruchtkörper zu den „*Perisporiales*“ gestellt wird (Graff 1932). Die Stromatothecien entstehen dadurch, daß, ähnlich wie bei dem *Pleospora*-Typ, eine einzelne Zelle, das sogenannte *Hypopodium* (s. dieses), durch eine Reihe von Zellteilungen, die vielleicht dreidimensional vor sich gehen, ein Stroma zur Entwicklung bringt. Wie bei den Pseudoperitheciens tritt im Innern des

Stomas ein hier einzelliges Ascogon auf. Während nun bei den Pseudoperithecien die Fruchtkörperwandung und auch das Innere vom Stroma gebildet wird, wird die eigentliche Perithecienvand hier durch Hyphen gebildet, die dem Ascogonstiel entspringen,

wie dies bei den typischen Perithecien der *Sphaeriales* der Fall ist. Das Perithecium erhält durch tangentiales Wachstum ein echtes Ostiolum, und an der Innenseite kommen Periphysen zur Entwicklung. Nun bleibt aber das Stroma nicht an der Perithecienvbildung unbeteiligt, wie bei den *Sphaeriaceen*-Perithecien, sondern es rundet sich ab und wird damit zu einem perithecienvartigen Gebilde, dessen Hyphen mit denen des

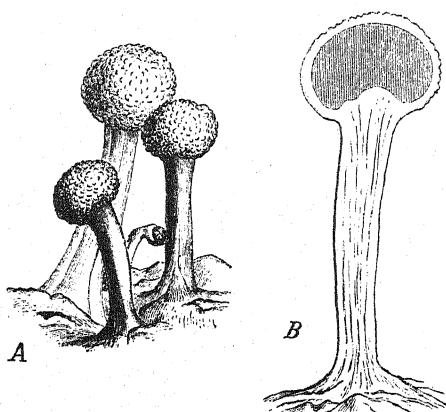


Fig. 146. *Onygena equina* (Willd.) Pers. A Fruchtkörper von außen, B im Längsschnitt. (Nach Tulasne aus Pfl.fam. 1. Aufl.).

eigentlichen Peritheciums innig verbunden sind. Die Perithecienvand besteht daher aus echten Peritheciengeweben und aus stromatischen Geweben. Es handelt sich um eine Art Gewebechimäre. Das Charakteristische für die Stromatothecien ist daher, daß die erste Anlage des Peritheciums aus einem vegetativen Gewebe gebildet wird und zunächst stromatische Struktur besitzt. In dem Stroma wird dann aus den fertilen Hyphen, die ihrerseits stromatischer Herkunft sind, ein echtes Perithecium gebildet, dessen Wandung aber außerdem noch aus stromatischem Gewebe besteht. Diese Perithecien nehmen so eine Zwischenstellung zwischen den Pseudoperithecien und echten Perithecien ein, auf der Grundlage eines Stromas. Es wurde schon bei der Besprechung der echten Perithecien wiederholte Male darauf aufmerksam gemacht, daß sich an der Wandbildung nicht nur allein Hyphen beteiligen, die aus der Ascogonbasis entstammen, sondern daß daneben noch eine beschränkte Zahl von Mycelhyphen, also vegetativen Hyphen, an der Wandbildung teilnimmt. Man kann daher das echte Perithecium als ein weiterentwickeltes Pseudoperithecium auffassen, wenn man die *Pseudosphaeriales* für ursprünglicher annimmt als die *Sphaeriales*. Es scheint aber, daß sich die Pseudoperithecien leichter als umgebildete Perithecien auffassen lassen, wenn man als Umbildungsbasis das Auftreten von Stromata nimmt. Mit der Ausbildung von Stromata übernimmt dieses die Funktion der Wandbildung, während die fertile Hyphe nur noch den Sexualapparat entwickelt. Anfangs beteiligt sich das Ascogon noch an der Perithecienvbildung, so daß ein Stromatothecium resultiert; später beteiligt es sich an der Wandbildung überhaupt nicht mehr, und es entsteht ein vom Stroma gebildetes Pseudoperithecium, innerhalb dessen sich erst die fertile Hyphe herausbildet. Schließlich übernimmt das Stroma die Perithecienvbildung völlig und wird selbst zu einem einzigen Perithecium, das den

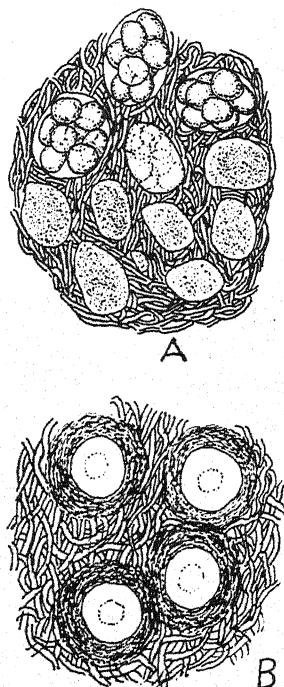


Fig. 147. *Dendrosphaera Eberhardtii* Pat. A Schnitt durch die Gleba mit verschiedenen reifen Asc. B Ascosporen von Hyphen eingehüllt. (Nach Boedijn.)

Namen Peritheciun nicht mehr verdient, wie z. B. bei *Pleospora* u. a., sondern ein abgerundetes peritheciähnliches Stroma darstellt.

#### 4. Das Hysterothecium.

Die Hysterothecien unterscheiden sich von den Perithecien einmal durch den Besitz eines spaltenförmigen Stomas, zum anderen Male durch ihre typisch hemi-angiokarpe Entwicklung. Ihre Gestalt ist nicht kugel- oder krugförmig, sondern langgezogen, elliptisch oder unregelmäßig gewunden. Das Stoma ist vorgebildet und daher ein echtes Ostium. Anfangs sind die Hysterothecien (so genannt, da sie bei den *Hysteriales* vorkommen) völlig geschlossen. Bei Beginn der Ascusbildung öffnen sie sich mit einem spaltenförmigen Ostium, das sich über die ganze Fruchtkörperoberfläche hinzieht. Die Spalte öffnet sich bei Feuchtigkeit und schließt sich bei Trockenheit. Die Ascii sind palisadenförmig zu einem Hymenium zusammengeschlossen. Zwischen ihnen ziehen Paraphysen hin. Bei den *Hypodermataceae* sind die Hysterothecien ins Substrat eingesenkt und mit dem Substrat innig verflochten. Wenn sich der Spalt öffnet, so öffnet sich auch das über dem Hysterothecium mit diesem verflochtene Substrat. Die mit dem Substrat derartig verflochtenen Ge- webe nennt man *Clypeus*. Je nach der Beschaffenheit der Hysterothecien und ihrer Lage zum Substrat werden die einzelnen Familien unterschieden (Fig. 151 B, C).

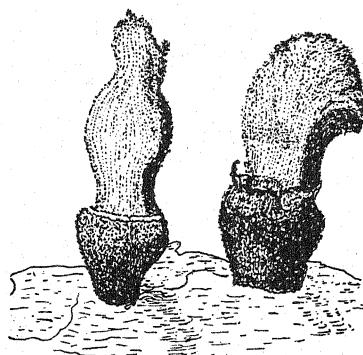


Fig. 148. *Trichocoma paradoxum* Jungh. Zwei Fruchtkörper, aus denen das Capillitium mit den Sporen herausgezogen ist. Nat. Größe.  
(Nach Boedijn.)

#### 5. Pycnothecien, Thyrothecien, Katothecien.

Diese drei Fruchtkörperarten kommen bei den *Hemisphaeriales* vor und seien gemeinsam besprochen. Sie sind nicht mehr als Besonderheiten von Perithecien zu

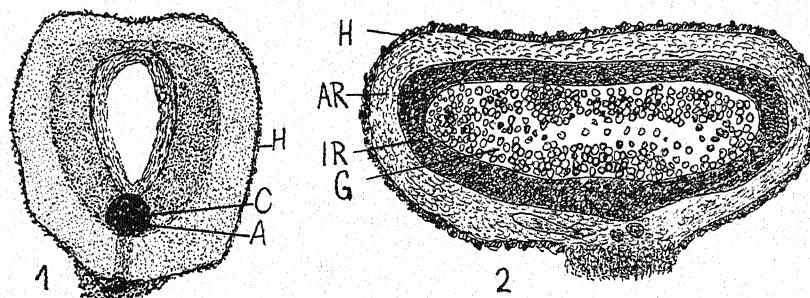
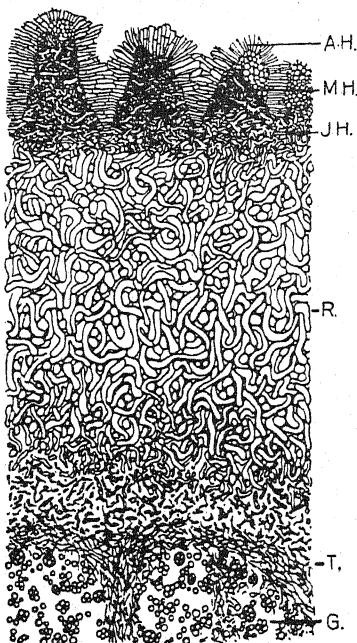


Fig. 149. *Ascoscleroderma cyanoasperum* (Tul.) Clém. 1 Halbreifer Fruchtkörper, *H* Hülle, *C* innere Hyphenschicht, *A* ascogene Hyphen; 2 reifer Fruchtkörper, *AR* äußere Rinde, *IR* innere Rinde, *G* Gleba, *H* Hülle; in der Gleba Sporen. (Nach Clémencet.)

bezeichnen, sondern sie stellen Zwischenbildungen zwischen diesen und den Apothecien dar. Die Pycnothecien finden wir bei den *Stigmataceae*, so bei der best bekannten *Stigmata Robertiani* Fr. (Kle bahn 1918; Killian 1922). Das Mycel lebt extramatrical auf den Blättern von *Geranium Robertianum*. Die Anlage des Pycnotheciums vollzieht sich in der Weise, daß sich zwischen Epidermis und Kutikula ein Hyphenpolster bildet, das sich in der Mitte allmählich kuppelförmig aufwölbt. In dem Gewebepolster



erscheinen ein Ascogon und ein Antheridium zwischen denen sich eine Befruchtung vollzieht. Gleichzeitig verdicken die Zellen der Decke ihre Wände und färben sich braun. Am Scheitel der Kuppel differenziert sich eine Papille heraus, die das spätere Stoma liefert (Fig. 152 A). Die Deckschicht des Fruchtkörpers greift an den Rändern über die Fruchtkörpergrenze hinaus und endet im Mycel. Sie sitzt daher scheinbar als ein Schildchen dem eigentlichen Mycel auf. In dem lockeren Innengewebe des Pycnotheciums bilden sich inzwischen die Ascii aus. Die reifen Sporen werden durch einen größeren Porus entleert, der durch Ausbröckeln der Scheitelpapille entsteht. Die Aufwölbung und die Ausbildung der Ascii in der Wölbung wird als Pyconose bezeichnet und die Fruchtkörper heißen dementsprechend Pyconothecien. Von den Peritheciens unterscheiden sie sich durch das Fehlen einer besonderen Rinde unter dem ascogenen

Fig. 150. *Elaphomyces cervinus* (Pers.) Schröt. Schnitt durch die Rinde eines Fruchtkörpers. AH äußere, MH mittlere, IH innere Hülle, R Rinde, T steriles Geflecht, G Gleba. (Nach Clémencet.)

Gewebe. Die Fruchtkörper sind daher unten offen. Nur hin und wieder ist noch eine Andeutung einer Bodendecke zu sehen, die sich in einer leichten Verstärkung der Zellwände kundgibt. Die Pyconothecien stellen einen Übergang zu den Apothecien dar, und die Familien, die diese Fruchtkörper aufweisen, neigen zu der sogenannten asteroiden Lebens-

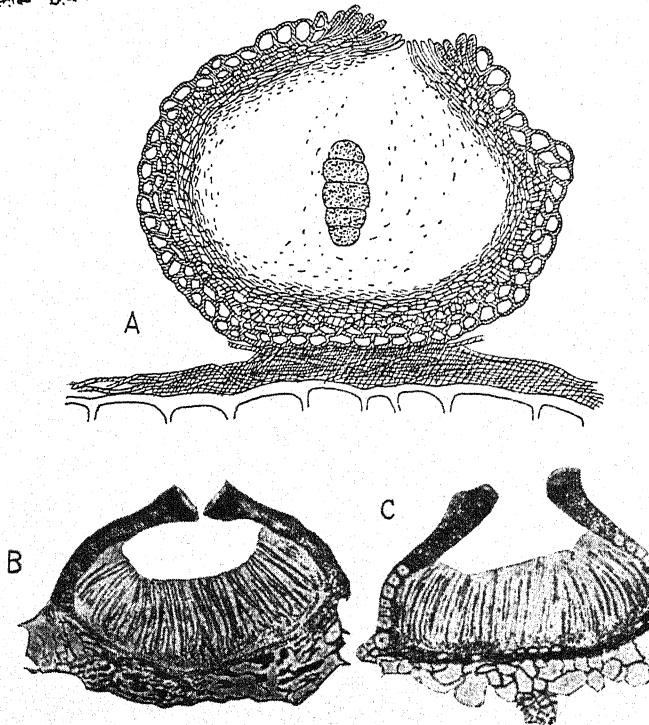


Fig. 151. A *Meliola coralina* Mont., "Perithecium", das seine Sporen bis auf eine entleert hat. B *Lophodermium tumidum* (Fries) Rehm. C *Loph. Pinastri* (Schrad.) Chev. Fruchtkörper längsschnitt. (A nach Gaillard aus Gämänn, B, C nach Nannfeldt.)

weise. Bei *Stigmatea* lebt das Mycel oberflächlich, und die Pycnothecien entstehen subkutikular. Bei den *Polystomellaceae* lebt das Mycel im Substrat (Blättern) und entsendet nach außen durch die Spaltöffnungen Hyphenbündel, die sich an der Substratoberfläche ausbreiten und ein Stroma erzeugen. Bei manchen Arten entspringt aus den Spaltöffnungen ein Hyphenbüschel, das als Säule bezeichnet wird. Das sich um die Säule entwickelnde Stroma ist kreisförmig gestaltet, in der Mitte kuppelförmig aufgeworfen. An der Peripherie liegt es dem Substrat ohne Verbindung auf. Die Unterseite des Stromas ist deutlich ausgeprägt und meist auch dunkel gefärbt, so bei *Hystero-*

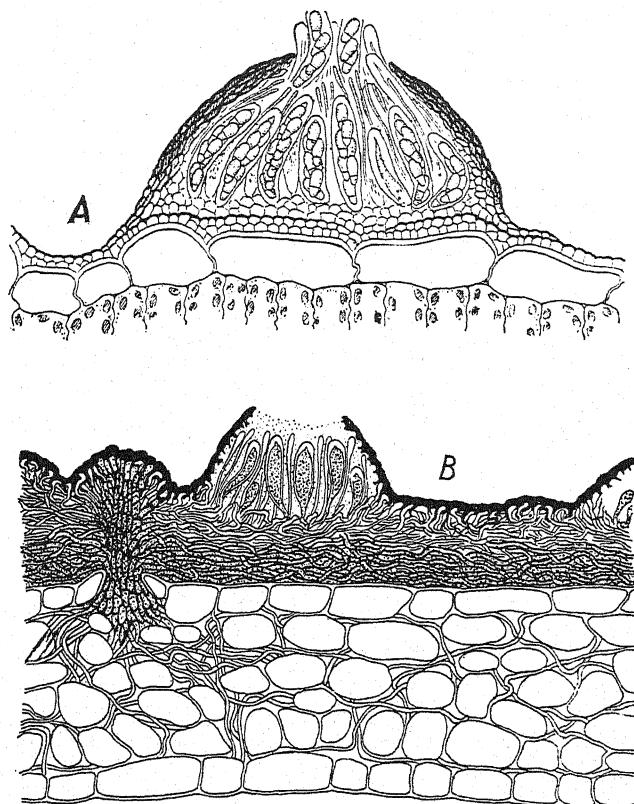
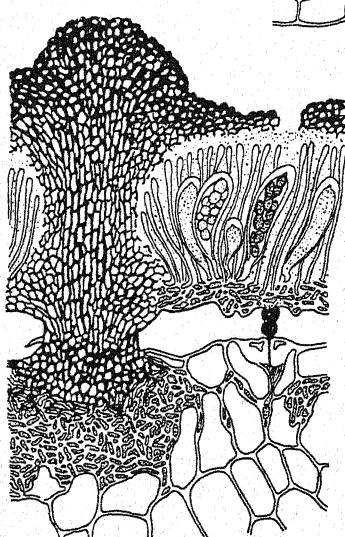


Fig. 152. A *Stigmatea Roberthianii* Fr. Fruchtkörper längsschnitt. B *Hysterosistemma discoidea* (Rac.) Arn. Stroma mit Ascii. (A nach Klebahn; B nach Arnaud aus Gämänn.)



*stomella* (Arnaud 1918). In dem Stroma entwickeln sich wie bei *Stigmatea* die Pycnothecien (bei *Stigmatea* nur eines!), meist radiär nach außen hintereinander angelegt (Fig. 152 B). Kommt nur eine Säule an einem Stroma zur Anlage, so entsendet das Stroma an den peripheren Bezirken Haustorien in das Blatt, so bei *Cycloschizum* (Fig. 153). Das ganze Stroma ist nur durch ein einziges Hyphenbüschel im Blatt verankert und ernährt sich aus dem Blatt durch eine Anzahl Haustorien, die von der Stromaunterseite entspringen und durch die Spaltöffnungen ins Blatt eindringen, wo sich die Haustorienhyphe verzweigt und das Blattgewebe durchzieht. Diese Ernährungs- bzw. Lebensweise nennt

Fig. 153. *Cycloschizum Alyxiae* (Mass.) Arn. Pycnotecium mit Ascus-Locus und Befestigungshyphe unter dem letzteren. (Nach Arnaud aus Gämänn.)

man asterinoid. Am typischsten ist diese Lebensweise bei den *Microthyriaceae* ausgeprägt, die völlig extramatikal leben und mit dem Blatt nur durch Haustorien in Verbindung stehen. Bei manchen Formen verschwindet schließlich das vegetative Mycel völlig (*Microthyriaceae*), bei anderen ist es strahlig ausgeprägt (*Asterineae*). Die Mycelien zeigen eigenartige Hyphendifferenzierungen, die wir schon kennengelernten (Stigmopodien, Hyphopodien, s. diese.).

Die Anlage der sogenannten Thyrothecien der *Microthyriaceae* geht in der Weise vor sich, daß sich eine Zelle, sei es eine sogenannte Stigmocyste oder eine Seitenzelle einer Hyphe, eine sogenannte Generatorhyphe, mehrmals teilt und einen scheibenförmigen stromatischen Körper hervorbringt. Dieser Körper kann einschichtig oder polsterförmig sein, wobei er in der Mitte kuppelförmig aufgewölbt ist. Am Rande

ist die Scheibe einschichtig (z. B. bei *Dimerosporium*, Fig. 154 A). Durch die Aufwölbung in der Mitte wird bei manchen Arten die Generatorhyphe entzweigerissen. Ferner bedingt die zunehmende Wölbung ein Aufreißen der Scheitellegge des Polsters und es entsteht eine Mündung, die sich im Laufe der Zeit noch lysigen verbreitert. Bei manchen Arten beginnt die Polsterbildung schon am Keimmycel. Über die Natur der Thyrothecien sind die Meinungen verschieden. Manche Forscher halten sie für halbierte Peritheciens, da sie ja invers am Mycel angeheftet sind, ihre Basis daher am Scheitel und der Scheitel an der Basis liegt. Als man dies noch nicht erkannte, deutete man sie als nackte Peritheciens, die nur von einem Schildchen bedeckt seien. Gämünn (1926) bringt sie aber mit den Pycnothecien in Verbindung, was zweifellos zutreffen dürfte.

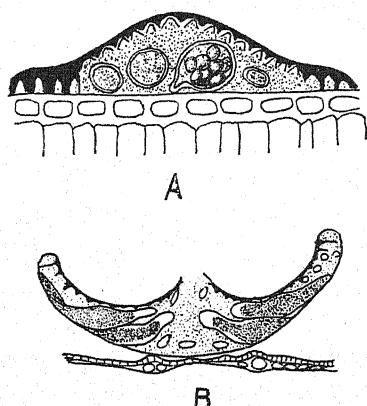
Die *Trichothyriaceae*, die auf Pilzen parasitieren (z. B. auf *Meliola*), besitzen im Gegensatz zu den *Microthyriaceae* eine gut ausgebildete Fruchtkörperunterseite. Es kommt häufig

Fig. 154. A *Dimerosporium Veronicae* (Lib.) Arn. Längsschnitt durch einen Fruchtkörper. B *Trichothyrium limbrium* Speg. Schnitt durch ein „Katothecium“, mit invers angehefteten Ascis. (Nach Arnaud.)

vor, ebenso wie auch bei den *Microthyriaceae*, daß die Fruchtkörper invers am Mycel angeordnet sind, so daß ihre Ascis zwar am Grunde des Thyrotheciums entspringen, aber bei dessen inverser Anheftung mit dem Scheitel nicht nach oben, sondern nach unten hängen. Solche inverse Thyrothecien nennt man Katothecien (Fig. 154 B). Es sei darauf hingewiesen, daß diese inverse Fruchtkörperanheftung nicht nur auf diese Familien beschränkt ist, sondern sich auch bei *Sphaeriaceae* findet. So findet man nicht selten, daß Peritheciens von *Sordaria* sich auf der Unterseite des Substrates (z. B. des Grasstengels) entwickeln, so daß die Ascis ebenfalls mit dem Scheitel nach unten hängen. Ob daher die Katothecien eine Berechtigung haben, ist fraglich. Mit den Pycno- und Thyrothecien sind wir im Prinzip bei den Apothecien der *Pezizales* angekommen.

## 6. Die Apothecien (einschließlich *Tuberales*).

Haben wir bei den Peritheciens Fruchtkörper kennengelernt, die teils rein angio-karp, teils hemiangio-karpoid (Peritheciens mit Ostiolum, aber Ascusreife im angio-karpen Zustand!) sind, so lernen wir in den mit Apothecien ausgestatteten Gruppen der *Eurascomycetes* auch noch rein gymno-karpe Typen kennen. Man hat früher auf die gymno-, hemiangio- und angio-karpe Entstehungsweise des Hymeniums entscheidenden Wert gelegt; doch zeigte sich, daß alle drei Stufen in ein und derselben Gattung vorkommen können. Heute teilt man nach Nannfeldt (1932) u. a. die apothecientragenden *Ascomycetes* nach der Beschaffenheit des Ascusscheitels in operculate und inoperculate Gruppen. Ein Ascus ist inoperculat, wenn er sich am Scheitel unregel-



mäßig, meist mit einem Riß öffnet, operculat dagegen, wenn er sich mit einem präformierten Deckel (operculum) öffnet. Erst dann zieht man zur weiteren Unterteilung die Gestalt der Apothecien heran.

Wie sich die einzelnen Typen der Peritheciën in mehr oder minder auffälliger Weise unterschieden, so finden wir auch bei den einzelnen Reihen der apothecienführenden *Ascomycetes*, der *Discomycetes*, zum Teil beträchtliche Verschiedenheiten. Die wichtigsten Typen seien im folgenden dargelegt. Unter einem Apothecium versteht man einen scheibenförmigen Ascusbehälter, ein sogenanntes „Ascokarp“ (auch die Peritheciën sind Ascokarpe), auf dessen vom Substrat abgewandelter Seite die Ascii in einer scheibenförmigen Fläche, dem Discus, offen daliegen, sobald sie ihrer Reife entgegengehen. Formt man nach allen bekannten Apothecien ein ideales Apothecium, so erhält man für die nichtlichenisierten *Discomycetes* folgendes Apotheciumschema (Fig. 155): Die Ascii sind zu einem Hymenium vereinigt, das auch als Theci um bezeichnet wird. Bei den einfachsten Formen liegt das Hymenium von Anfang an frei (gymnokarpe Formen). Das Hymenium besteht in erster Linie aus den Ascii, zwischen denen die Paraphysen verlaufen. Die Ascii gehen aus dem Ascogon hervor, die Paraphysen aus dem Ascogonstiel oder dem vegetativen Geflecht des Apotheciums. Dementsprechend sind die Ascii Abkömmlinge des dikaryotischen Gewebes, die Paraphysen solche des haploiden Gewebes. Die Ascii erzeugen die Ascosporen, die Paraphysen dienen der Sporensabschleuderung. Bei manchen Formen verquellen sie schon sehr frühe; bei anderen bleiben sie erhalten und ragen etwas über die Ascii hinweg und bilden durch Verflechtung das sogenannte Epitheci um. Je nach der Färbung der vielfach angeschwollenen Endzelle der Paraphysen erhält die Hymeniumscheibe die charakteristische Farbe der einzelnen Arten. Der Farbstoff hat seinen Sitz im Plasma der Endzellen. Seine Natur ist unbekannt. Mitunter sind im Hymenium noch dickwandige Hyphen zu sehen, die borstenartig über die Ascusoberfläche hinwegragen, die Borsten oder Setae. Entstammen sie dem Subhymenium, so heißen sie Hymenalborsten; entstammen sie dem Apotheciumgewebe, so nennt man sie Tramalborsten, in besonderen Fällen auch Peridalborsten. Bei den *Lachnella*-Arten neigen sie sich bei Trockenheit über dem Hymenium zusammen (sie sind hier Rinden- oder Peridalborsten) und bilden eine Schutzhülle für das Hymenium. Bei manchen gymnokarpen Formen sind sie über das ganze Hymenium verstreut und scheiden vielfach ein gallertiges Sekret aus, das über der Hymenaloberfläche zusammenfließt und ein Scheinepitheci um bildet. Unmittelbar unter dem Sekretüberzug kann dann noch ein echtes, von den Paraphysenenden gebildetes Epitheci um vorhanden sein. Die zahlreichen

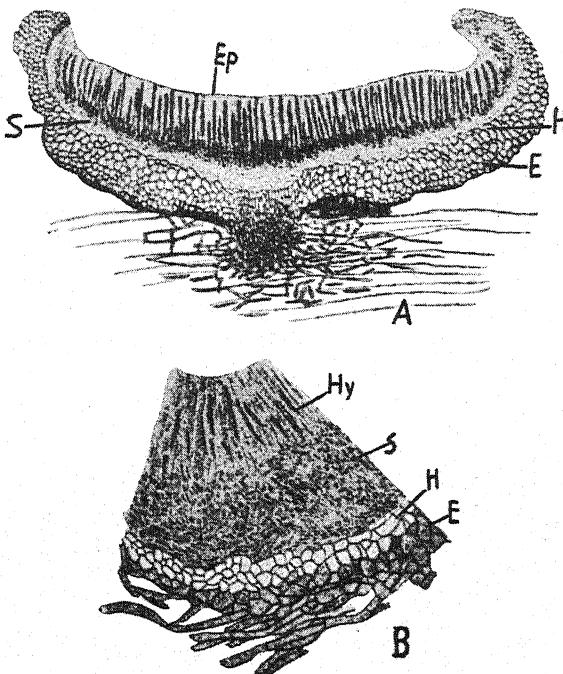


Fig. 155. A *Mollisia Pastinaceae* Nannf. Längsschnitt durch ein Apothecium. E Excipulum, H Hypothecium (wenig ausgeprägt), S Subhymenium, Ep Epitheci um. B *Tapesia Rosea* (Fr.) Fuck. Teil eines Apotheciumschnittes. Hy Hymenium, S Subiculum, H Hypothecium (gut ausgeprägt), E Excipulum. (Nach Nannfeldt.)

sie erhalten und ragen etwas über die Ascii hinweg und bilden durch Verflechtung das sogenannte Epitheci um. Je nach der Färbung der vielfach angeschwollenen Endzelle der Paraphysen erhält die Hymeniumscheibe die charakteristische Farbe der einzelnen Arten. Der Farbstoff hat seinen Sitz im Plasma der Endzellen. Seine Natur ist unbekannt. Mitunter sind im Hymenium noch dickwandige Hyphen zu sehen, die borstenartig über die Ascusoberfläche hinwegragen, die Borsten oder Setae. Entstammen sie dem Subhymenium, so heißen sie Hymenalborsten; entstammen sie dem Apotheciumgewebe, so nennt man sie Tramalborsten, in besonderen Fällen auch Peridalborsten. Bei den *Lachnella*-Arten neigen sie sich bei Trockenheit über dem Hymenium zusammen (sie sind hier Rinden- oder Peridalborsten) und bilden eine Schutzhülle für das Hymenium. Bei manchen gymnokarpen Formen sind sie über das ganze Hymenium verstreut und scheiden vielfach ein gallertiges Sekret aus, das über der Hymenaloberfläche zusammenfließt und ein Scheinepitheci um bildet. Unmittelbar unter dem Sekretüberzug kann dann noch ein echtes, von den Paraphysenenden gebildetes Epitheci um vorhanden sein. Die zahlreichen

in dem Sekret lebenden Bakterien bewirken eine frühe Zerstörung des Apotheciums. Das Hymenium entsteht auf dem Hypothecium (Fruchtboden). Diesem Gewebe entspringen die Paraphysen und in manchen Fällen auch die Setae. In diesem Falle sind letztere also hymeniale Bildungen. Die Gewebeschicht, die das Hymenium trägt, nennt man Hymenophor. Die Rinde des Apotheciums kann kräftig ausgebildet und oft auch anders gefärbt sein als das übrige Gewebe, und man bezeichnet sie dann als Excipulum. Gewöhnlich ist das Hypothecium nur unter den Ascii entwickelt; es kann aber auch eine stärkere Ausbildung erfahren und bis an die Apotheciumoberfläche ragen, so daß es seitlich des Hymeniums sichtbar wird (Figur 155 B). Man nennt es dann an dieser Stelle „Parathecium“. Bei manchen Formen, so den Pyronemataceae, besitzt das Apothecium, das einen pseudoparenchymatischen Gewebekomplex bildet, der durch Aufknäuelung des vegetativen Mycels entsteht, keine besondere Rinde an der Außenfläche. Bei den höheren Formen ist dagegen eine kräftige Rinde vorhanden, die man als „Peridie“ bezeichnet. Die Apothecien können dem Mycel bzw. der Substratoberfläche unmittelbar oder einem mehr oder minder stark entwickelten Stiel aufsitzen (z. B. bei *Sclerotinia*, Fig. 156 A).

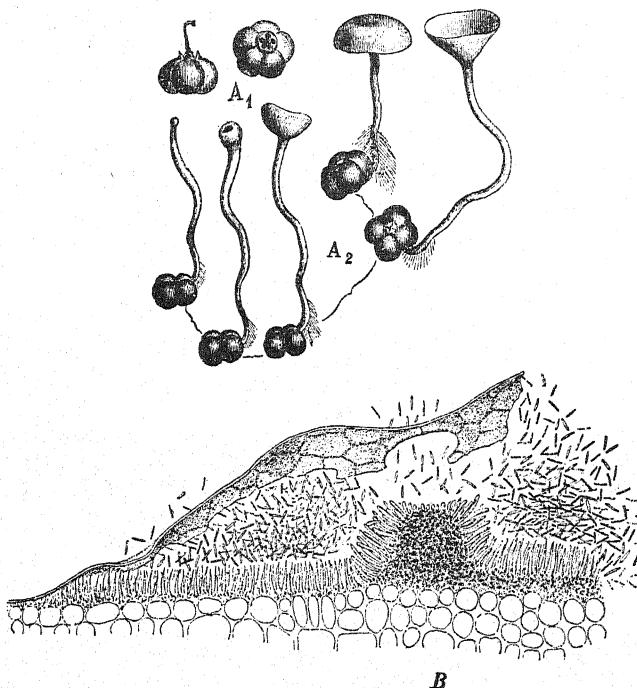


Fig. 156. A *Sclerotinia Urnula* (Weinm.) Rehm. 1 Sklerotien auf Beeren von *Vaccinium Vitis-idaea*, 2 mit Apotheken auskeimende Sklerotien. B *Rhytisma acerinum* (Pers.) Fr. Teil eines Konidienlagers. (A nach Woronin, B nach Tulasne.)

fach die Färbbarkeit der Ascusspitze mit Jodkalium benutzt. So gibt es jodpositive Ascii, die sich am Scheitel intensiv blau färben, was auf zelluloseartige Substanzen zurückzuführen ist; andere färben sich nicht mit Jodkalium, da offensichtlich die Chitinisierung der Ascuswand eine vollkommene ist.

Von dieser Idealform eines Apotheciums, die nur in wenigen Fällen verwirklicht ist, gibt es zahlreiche Modifikationen durch Fehlen des einen oder anderen Gewebe Teiles. So kann das Hypothecium nur wenig oder nicht ausgeprägt sein, es kann die Peridie fehlen oder das Excipulum usw. Das stets vorhandene Gewebe ist natürlich der Hymenophor, der aber in den einzelnen Fällen sehr verschiedener Natur sein kann. So kann er ein Excipulum oder ein Hypothecium sein. Bei primitiven Formen kann auch der Hymenophor bis auf ein Mindestmaß zurückgebildet sein. Unter Umständen ist überhaupt nur ein lockeres Hyphenpolster vorhanden und es kann nicht mehr die Rede von einem Apothecium sein. Es liegt dann im extremsten Falle ein flächenförmiger Fruchtkörper vor, wie z. B. bei *Ascocorticium* (Fig. 158 D). Solche flächenförmige Fruchtscheiben bilden wichtige Anhaltspunkte für die phylogenetischen Forschungen.

„Parathecium“. Bei manchen Formen, so den Pyronemataceae, besitzt das Apothecium, das einen pseudoparenchymatischen Gewebekomplex bildet, der durch Aufknäuelung des vegetativen Mycels entsteht, keine besondere Rinde an der Außenfläche. Bei den höheren Formen ist dagegen eine kräftige Rinde vorhanden, die man als „Peridie“ bezeichnet. Die Apothecien können dem Mycel bzw. der Substratoberfläche unmittelbar oder einem mehr oder minder stark entwickelten Stiel aufsitzen (z. B. bei *Sclerotinia*, Fig. 156 A). Zur Unterscheidung einzelner Arten und Gattungen wird viel-

Bei anderen Formen wiederum erfolgt eine Abwandlung zu hutförmigen Apothecien, so bei den *Helvellales*, oder zu knollenförmigen Gebilden bei den *Tuberales*. In wieder anderen Fällen sind die Apothecien in Stromata eingesenkt und zeigen noch starke Anklänge an Peritheciens, so bei den *Phacidiales* und den *Ascobolaceae*. Die wichtigsten Typen wollen wir nun anführen.

Bei den *Phacidiales* ist der peritheciale Charakter noch stark im Vordergrund. Die Fruchtkörper besitzen entweder ringsherum oder nur an der Oberseite ein gehäuseartiges Gewebe, das sich mit einem oder mehreren spaltenförmigen Öffnungen öffnet. Bei *Rhytisma acerinum* Fr. (Jones 1925) entwickeln sich zunächst in der Epidermis Konidienlager, die einem Stroma eingesenkt sind (Fig. 156 B). Sie stellen Acervuli dar und schnüren im Sommer eine große Zahl von Konidien ab. Die Apothecien entstehen in dem gleichen Stroma, das zuerst Acervuli hervorgebracht hat, werden jedoch mehr an der Peripherie des Stromas ausgebildet, und zwar an der Blattoberseite der Ahornblätter. Vor der Apothecienanlage sklerotisiert sich das Stroma im Herbst. Im Laufe des Herbstes werden die Ascier angelegt, die im Zygontenkernstadium den Winter überdauern. Im Frühjahr des nächsten Jahres entsteht im epithelialen Gewebe (das innerhalb der Epidermis der Blattoberseite sich befindet) ein Querspalt, der durch Auflösung eines Teils der epithelialen Hyphen erweitert wird. Die Apothecienhöhlen waren schon im Herbst vorher angelegt worden und zunächst noch von Hyphen locker ausgefüllt. Durch kräftiges Wachstum an den Seitenflächen des Hypotheciums wird dieses in die Apothecienhöhlung hereingewölbt. Durch dieses Seitenwachstum und durch den Druck der Sporen wird das Epithecium schließlich ganz gesprengt und die Apotheciumräder öffnen sich. Auch *Higginsia* bildet die Apothecien in einem Stroma aus.

Die Apothecien von *Sclerotinia Gladioli* (Drayton 1934) sind gestielt. Ihre Entwicklung gestaltet sich derart, daß aus Pseudosklerotien, die sich von den echten Sklerotien, die Dauerzustände des vegetativen Mycels darstellen, durch ihre lockere Rinde unterscheiden, und die ein Stroma darstellen, kurze Hyphensäulen hervorbrechen, die etwa 1–2 mm lang und nahezu einen mm breit sind (Fig. 156 A). Der Scheitel der Säule buchtet sich schüsselförmig ein. In der Schüssel liegen die Ascogone, die von Microkonidien, die in Sporodochien, das sind kissenförmige Mycelpolster, erzeugt werden, befruchtet werden. Nach der Befruchtung streckt sich die Säule und wandelt sich an der Oberseite in ein Apothecium um.

Stromatische Apothecien besitzen ferner *Dermatea* (Fig. 157 A), bei der die Apothecien gleich den Konzeptakeln von *Myriangium* an kurzen Säulen sitzen, und die Gattung *Cytaria* (Fig. 157 B), bei der das Stroma ein birnförmiges Gebilde ist, das am

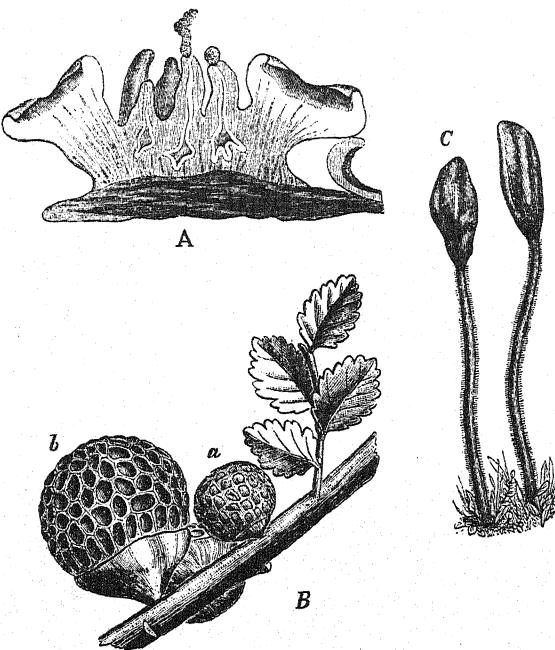


Fig. 157. A *Dermatea Cerasi* (Pers.) de Not. Längsschnitt durch Apothecien und Pycnidien. B *Cytaria Gunnii* Berk. Stroma mit Apothecien. C *Geoglossum hirsutum* Pers. Gestielte Apothecien. (A nach Tulasne, B nach Lindau, C nach Schröter. Aus Pfl.fam.)

angeschwollenen Teil in großer Zahl Apothecien ausbildet. Diese entstehen hier unter der Oberfläche des Stromas, werden also angiokarp angelegt. Erst zur Reifezeit liegen die Apothecien frei an der Stromaoberfläche. Stielartig nach unten verlängert sind die Apothecien von *Pseudopeziza*. Die *Pezizaceae* besitzen schöne, schüsselförmige Apothecien. Gestielte Apothecien besitzen auch die *Geoglossaceae* (Fig. 157 C). Hier sind die Apothecien aber nicht mehr flach- oder hohlschüsselförmig gestaltet, sondern kopfig. Diese Ausbildung kommt dadurch zustande, daß sich der Hypotheciumscheitel in der Mitte stark nach oben wölbt, wodurch die Hymeniumscheibe knopfartig nach außen gedrückt wird. Bei *Roesleria* (Fig. 158 A) ist die Vorwölbung noch gering, bei den *Geoglossum*-Arten dagegen sehr stark, so daß keulige Fruchtkörper entstehen, die an ihrer Außenseite das Ascus hymenium tragen (ähnliche Bildungen werden wir bei den *Clavariaceae* unter den *Basidiomycetes* wieder beobachten). Bei manchen Arten ist das Köpfchen voll fertil, bei anderen beschränkt sich das Hymenium auf die obere Hälfte des Köpfchens. Die Entwicklung verläuft bei manchen Arten gymnocharp, z. B. bei *Geoglossum difforme*, bei anderen hemiangiokarp, so bei Arten von *Cudonia*, *Mitrula*, *Leotia* (Fig. 158 B) usw. Die Entwicklung der keuligen „Apothecien“ vollzieht sich in der Weise, daß an der oberen Hälfte eines knäulförmigen Polsters die Hyphenzellen sich strecken, an der Basalregion aber rundlich gestaltet sind. Die mittleren Hyphen des Knäuels strecken sich ebenfalls in die Länge und es entsteht ein keulenartiges Gebilde. In der Scheitelregion der Keule ordnen sich die Hyphen palisadenartig an und bilden die Paraphysen. Vom Grundgewebe dringen dann in die Paraphysenpalisade ascogene Hyphen und Asci vor. Bei den gymnocharken Formen ist die Urhymenialpalisade stets frei, bei den hemiangiokarpen ist sie anfangs bedeckt. In diesen Fällen verschleimen die peripheren Zellschichten und hüllen den ganzen Fruchtkörper in eine Gallerthülle ein, die als Volva bezeichnet wird. Sie ist analog dem Velum universale mancher Hutpilze der *Agaricaceae*. Bei der Hymeniumanlage wird die „Volva“ gesprengt und das Hymenium liegt offen da. Etwas anders entstehen die hutförmigen Fruchtkörper der *Helvellales*, die sich aus den gestielten Apothecien ableiten. Bevor wir diese Bildungsweise kennenlernen, seien noch die *Pyronemataceae* und *Rhizinaceae* besprochen, da sich an deren Fruchtkörper die der *Tuberales* anschließen lassen.

Mit der Besprechung dieser Formen kommen wir in den Bereich der rein operculaten Formen, von denen einige im vorigen schon genannt wurden, so z. B. die *Pezizales*. Sehr primitiv sind die Fruchtkörper des allbekannten *Pyronema* gebaut (Fig. 158 C). Sie bestehen im Prinzip nur aus einem Ascusbüschel, das einem Hypothecium aufsitzt. Außer den Asci sind nur Paraphysen vorhanden. Die Apothecien entstehen in der Weise, daß von einer oder mehreren Hyphen kurze Hyphenbüschel abgegeben werden. Einige dieser Hyphen, die alle einer gemeinsamen Seitenhyphe, dem sogenannten Lateralast, entspringen, wandeln sich in die keuligen Ascogone um. Der gleichen Haupthyphe entspringt fast zur gleichen Zeit ein anderes Hyphenbüschel, das sich zu Antheridien umwandelt. Während der Befruchtung werden die Sexualorgane von einem lockeren Hyphenknäuel umgeben. Dieses verdrängt allmählich die Geschlechtsorgane — die Ascogone haben indessen ascogene Hyphen ausgetrieben — und es bilden sich die Paraphysen aus. Hiermit ist die Apothecienbildung beendet. Die Entwicklung ist rein gymnocharp.

Die primitivsten Apothecien besitzt die Familie der *Rhizinaceae* in der Gattung *Ascocorticium* (Fig. 158 D); ihre Apothecien stellen lediglich flache Mycelpolster dar, deren Oberfläche von der Ascuspalisade eingenommen wird. Sie sind ähnlich gebaut wie die krustenförmigen *Corticieae* unter den *Basidiomycetes*. Paraphysen sind nicht vorhanden. Diese Gattung ist insofern von Wichtigkeit, als sich von ähnlich gestalteten Apothecienformen wahrscheinlich die krustenförmigen *Basidiomycetes* (*Corticieae*) ableiten lassen, indem man annimmt, daß die Asci zu Basidien geworden sind. Natürlich könnten auch Formen, wie wir sie bei den *Geoglossaceae* gesehen haben, in Frage kommen, worauf am Schlusse der Fruchtkörperbetrachtung näher eingegangen wird.

Etwas höher sind die Apothecien von *Rhizina* organisiert (Fig. 158 E). Die jungen Fruchtkörper stellen kleine flache oder schwach gewölbte Mycelpolster dar. An ihrer Oberfläche ordnen sich die Hyphen palisadenartig an und bilden die Paraphysenschicht. Im Innern der Polster erscheinen mehrere Hyphen, die an die Oberfläche vordringen

und zu Ascogonen werden. Die Endzelle ist eigenartig zugespitzt (ehemalige Trichogyne?). Die Befruchtung vollzieht sich autogam, indem die Querwände sich auflösen und Kernpaarungen stattfinden (vgl. Fig. 118). Die mittleren Ascogonzellen, in denen Kernpaarung stattgefunden hat, wachsen zu ascogenen Hyphen aus und bilden Ascii, die sich in die Paraphysenpalisade einschieben. Die *Rhizina*-Apothecien unterscheiden

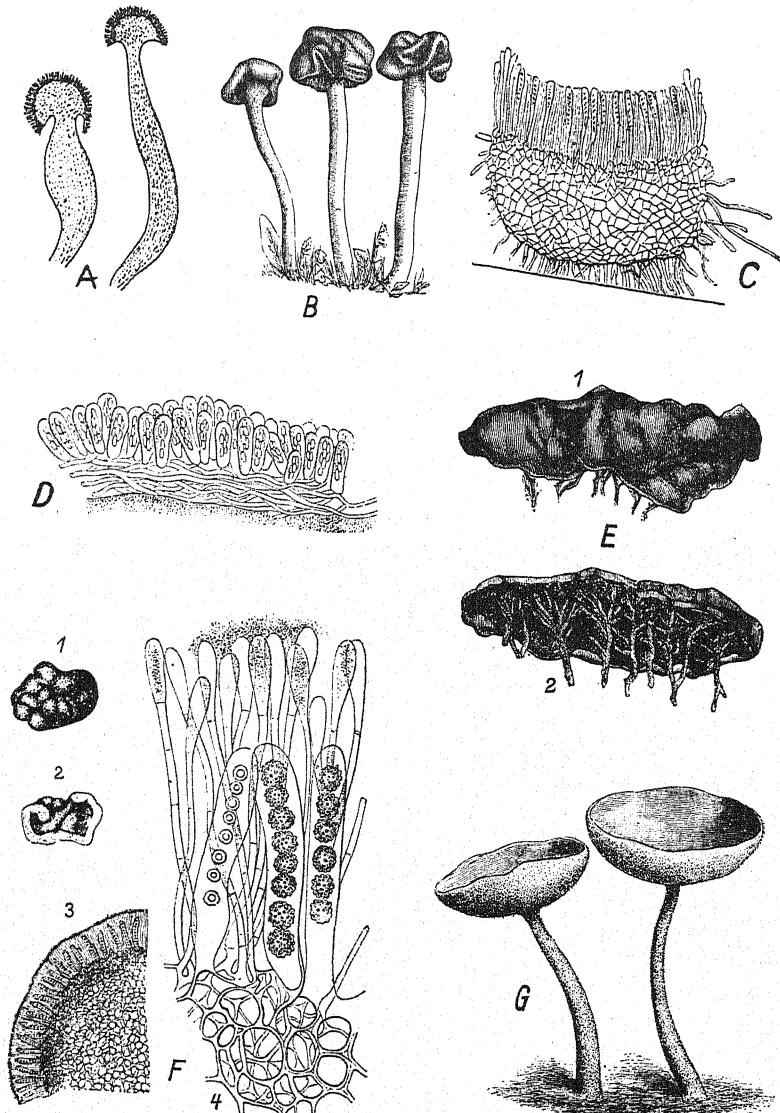


Fig. 158. A *Roesleria pallida* (Pers.) Sacc. Fruchtkörper im Längsschnitt. B *Leotia gelatinosa* Hill., Fruchtkörper. C *Pyronema confluens* (Pers.) Tul., Apothecium im Längsschnitt. D *Ascoorticium albidum* Bref., Apothecium. E 1-2 *Rhizina inflata* (Schaeff.) Sacc., Apothecium von oben und unten. F *Sphaerosoma fuscescens* Klotzsch., 1 Fruchtkörper von außen, 2 innen, 3 Ascusschicht, 4 Ascosporen. G *Macropodia macropus* Pers. Gestielte Apothecien. (A nach Arnaud, B, E nach Schröter, C nach De Bary, D nach Brefeld, F nach Tulasne, G nach Lindau. Aus Pfl.fam.)

sich von den *Ascocorticium*-Apothecien nur durch etwas kräftigere Ausbildung des Hypotheciums.

Die Apothecien der Gattung *Sphaerosoma* sind anfangs denen von *Pyronema* ähnlich und stellen flache Scheiben dar (Fig. 158 F). Das Hypothecium ist sehr kräftig entwickelt und in manchen Fällen kurz stielförmig.

Die ersten Anlagen des Hymeniums werden von den Paraphysen gebildet, die eine dichte Palisade darstellen. Bald tritt ein starkes seitliches Wachstum der Hymeniumpalisade ein (inzwischen haben sich die Ascii entwickelt), so daß die Ränder des Apotheciums sich nach unten einrollen. Diese Einrollung geht so weit, daß schließlich aus dem scheibenförmigen Apothecium eine Hohlkugel wird, die an ihrer Innenseite steril bleibt und an der Außenseite vom Hymenium überzogen wird, das nur aus Ascii und Paraphysen aufgebaut ist. An solche Apothecien läßt sich ein Teil der *Tuberales* anschließen. Andere *Tuberales* lassen sich jedoch kaum aus solchen Umbildungsprozessen erklären, sondern es ist viel wahrscheinlicher, daß diese sich aus pezizaartigen Apothecien entwickelt haben.

Zweifellos stellen die Fruchtkörper der *Helvelles* nichts weiteres als umgestaltete gestielte Apothecien dar. Die *Eupezzeen* - Gattung *Geopyxis* neigt schon dazu, ihre Apothecien auf Stielen zu entwickeln; noch mehr finden wir dieses Bestreben bei den

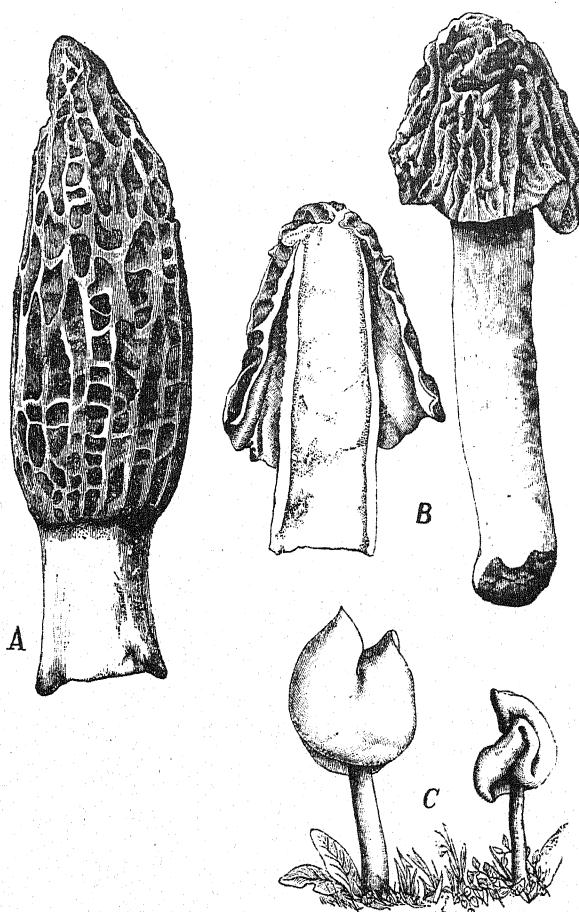


Fig. 159. A *Morchella conica* Pers., Fruchtkörper. B *Verpa bohemica* (Krombh.) Schröt., zwei Fruchtkörper von außen und im Längsschnitt. C *Helvella elastica* Bull., zwei Fruchtkörper. (Nach Schröter aus Pfl.fam.)

Gattungen *Discinia* und *Acetabularia*, bei welch letzteren die Stiele bis zu einigen cm hoch werden. Am extremsten ist die Stielbildung bei *Macropodia* (bis 5 cm, Fig. 158 G). Stielbildung haben wir schon bei dem inoperculaten *Geoglossum* kennengelernt. Auch sahen wir hier, daß die Fruchtscheibe nicht mehr schüssel- oder scheibenförmig ausgebildet wird, sondern daß durch starkes Wachstum des Apotheciumscheitels sich die Fruchtscheibe nach außen umstülpt. So entstehen dann die keuligen Apothecien von *Geoglossum*. Bei *Spathularia* ist die Keule an der Oberfläche nicht mehr eben, sondern hügelig. Bei *Cudonia circinans* führt die Überstülpung der Fruchtscheibe zu hutförmigen Gebilden, da die Scheibe bei der Vorwölbung des Apotheciumscheitels bereits größere

Ausmaße erreicht hat. Diese Vorwölbung der Fruchtscheibe führt bei den *Helvellales* zu eigenartigen Formen. Dabei begegnen uns in der Gattung *Helvella* alle möglichen Übergangsformen von der Schüsselform zu der eigentlichen *Helvella*-Form. *Helvella pezizoides* var. *minor* Bres. besitzt noch schüsselförmige Apothecien, doch kann die Fruchtscheibe schon vorgewölbt sein und die Ränder hängen nach unten. Noch stärker sind die Fruchtscheiben bei *Helvella elastica* Bull. und *H. infula* Schaeff. umgestülpt (Fig. 159 C). Die Fruchtkörper entstehen in der Weise, daß sich aus Hyphenknäueln durch Streckung allmählich ein Stiel und ein Köpfchen bildet, ähnlich wie bei der inoperculaten *Roesleria*. Die Knäuel sind anfangs rings von einer Hülle umschlossen, so daß die Entwicklung hemiangiokarp verläuft (McCubbin 1910). Nach der Sprengung der Hülle ordnen sich am Köpfchen an der Oberfläche die Hyphen palisadenartig an und bilden das zunächst schüsselförmige Hymenium. Dann wird durch bilaterales Wachstum das Köpfchen sattelförmig und die Ränder an den Gegenseiten biegen sich nach unten um. Die ascogenen Hyphen entstehen aus der Kopulation zweier vegetativer Hyphen im Hypothecium. Bei *Helvella lacunosa* Afg. und *H. crispa* (Scop.) Fr. ist der Stiel faltig. Zugleich wird durch die stärkere Breitenausdehnung das hutförmige Apothecium gegen Zerreissen sehr empfindlich und so kommt es, daß die Hutlappen sowohl unter sich als auch mit dem Stiele zu verwachsen beginnen. Diese Verwachsung ist bei *Helv. infula* Schaeff. bereits eingeleitet. Die Lappen sind mit dem Stiel verwachsen. Das Hymenium dehnt sich aber noch weiter aus, so daß sich die mit dem Stiel verwachsene Fruchtscheibe in Falten legt. Diese Faltenbildung wird in anderen Gattungen immer kräftiger, so bei *Verpa* (Fig. 159 B), *Gyromitra*. Hier ist der Hut anfangs noch frei und verwächst erst später mit dem Stiel, desgleichen ist das Hymenium anfangs noch glatt. Nach dem Verwachsen des Hutes mit dem Stiel legt sich auch hier die Fruchtscheibe in zahlreiche unregelmäßige Falten. Bei *Verpa* sind die Falten noch von oben nach unten orientiert und noch nicht unregelmäßig ausgebuchtet. In der Gattung *Morchella* werden schließlich die von oben nach unten verlaufenden Falten durch Querfalten verbunden, so daß ein netzförmiges, oft sehr regelmäßiges Geflecht entsteht. Zugleich ist der Hut in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Stiel verwachsen, so daß die bekannten rundlichen oder kegelförmigen Hüte entstehen, wie sie uns bei *Morch. esculenta* (L.) Pers. und *M. conica* Pers. (Fig. 159 A) begegnen.

Für die *Tuberales* kommen, wie schon oben erwähnt, mehrere Apothecien als Ausgangspunkt für eine Ableitung in Frage. Einmal kann sich eine Entwicklung von schüsselförmigen *Pezizaceae* aus ergeben haben, die zu den *Geneaceae* geführt hat; zum anderen Male kann sich eine Entwicklung von *Sphaerosoma*-artigen Apothecien aus nach *Hydnoria* bis zu *Tuber* vollzogen haben (s. Bd. 5 b dieses Werkes). Einige dieser möglichen Zusammenhänge seien näher angeführt.

Bei der *Geneacee* *Petchiomycetes* Ed. Fischer et Mattiolo sind die Fruchtkörper schüsselförmig und unterscheiden sich von den typischen *Peziza*-Apothecien nur durch die Anordnung des Hymeniums, das hier im Gegensatz zu den echten Apothecien auch die inneren Seitenwände der Schüssel überzieht (Fig. 160 A). Im späteren Alter verwischt sich die schüsselförmige Gestalt durch unregelmäßiges Wachstum und wird kugelig oder unregelmäßig. Das Hymenium besteht aus Ascii und Paraphysen und überzieht die Innenseite der dünnen, oft unregelmäßig vorspringenden Fruchtkörperwand. Über dem Hymeniumscheibe neigen sich die Paraphysen zu einem Epithecum zusammen, das pseudoparenchymatischen Charakter besitzt. Die jungen Fruchtkörperanlagen stellen kleine Knäuel dar, unter deren Scheitelregion sich das Hymenium, von einer Gewebeschicht bedeckt, entwickelt (Fischer, Ed. 1909). Durch flächenförmiges Wachstum wird dann der Fruchtkörper allmählich schüsselförmig. Er ist von einer mehrere Zellagen dicken Rinde umgeben; die Ascii sind anfangs von einem Epithecum bedeckt.

Eine ähnliche Entwicklung durchläuft *Balsamia platyspora* (Bucholtz 1910, Knapp 1924). Doch treten hier schon mehr trüffelartige Charakterzüge zutage (Fig. 160 B). Anfangs stellen die Fruchtkörper ebenfalls schüsselförmige Gebilde dar, die fast die Form einer Hohlkugel aufweisen und am Scheitel eine Mündung besitzen. Hat schon bei *Petchiomycetes* die Hymeniumfläche leichte Vorsprünge gezeigt, so treten diese bei *Balsamia* wesentlich deutlicher zutage. Die Wülste verlängern und verzweigen

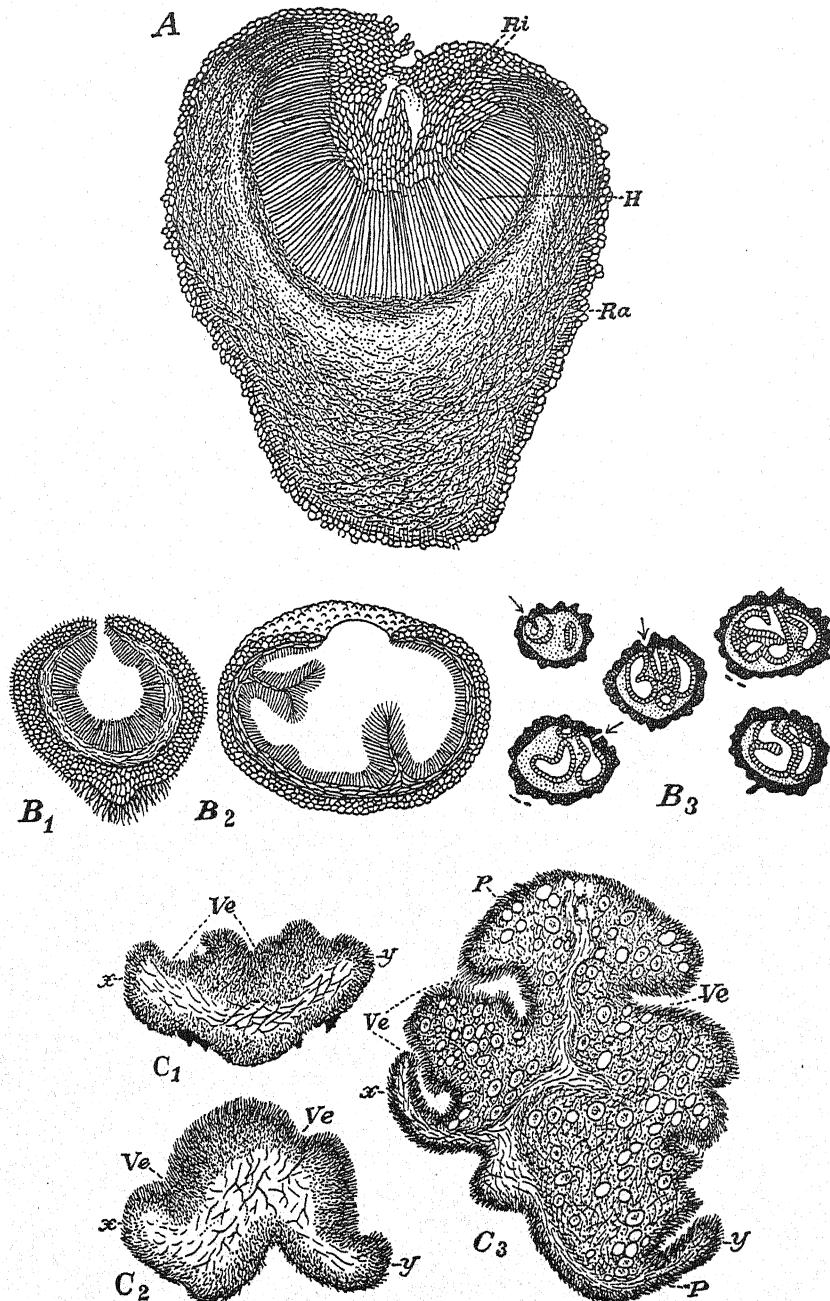


Fig. 160. *A* *Peltomyces Thraitesii* (Berk. et Br.) Ed. Fischer. et Mattir. Junger Fruchtkörper im Längsschnitt (*Ri* Epithecum, *H* Hymeniumanlage, *Ra* Fruchtkörperrinde). *B* *Balsamia platyspora* Berk. 1 Junger Fruchtkörper mit Scheitelmündung, 2 mit beginnender Kammerbildung, 3 Schnittserie durch einen reiferen Fruchtkörper mit noch angedeuteten Mündungen (Pfeile). *C* 1–3 *Tuber puberulum* Berk. et Br. Junge Fruchtkörper. *VE* Anlage der Venae externae, *x*, *y* Basale Schale, *P* spätere Oberflächenschicht. (*A* nach Ed. Fischer, *B* 1–2 nach Knapp, *B* 3 und *C* nach Bucholtz aus Pfl.-fam.)

sich, so daß der Hohlraum allmählich in Kammern unterteilt wird. Die Kammern sind nicht von einem nachträglich entstandenen Geflecht ausgefüllt. Ähnlich entstehen auch die Fruchtkörper bei *Tuber excavatum* (Bucholtz 1897). Nur bilden sich dann in dem von einer flachen Schale in ein halbkugeliges Gebilde umgewandelten Fruchtkörper die Falten viel dichterstehend aus. Außerdem werden die Zwischenräume zwischen den Falten, den sogenannten Tramawülsten, von einem aus den Paraphysen der Hymenien gebildeten Geflecht ausgefüllt. Dieses Füllgewebe erscheint im reifen Fruchtkörper vielfach heller gegenüber dem dunkler gefärbten Tramagewebe. Die Tramawülste bezeichnet man als *Venae internae*, das Füllgewebe als *Venae externae*. Die *Venae internae* entstammen dem Gewebe der flachen Schale, die auch als Grundplatte bezeichnet wird.

Leiten sich die bisher genannten Typen aus einem Apothecium ab, das das Hymenium auf der Innenseite trägt, so weisen andere Formen auf Fruchtkörper hin, die dem *Sphaerosoma*-Typ angehören. Wie wir schon gesehen haben, stülpt sich bei *Sphaerosoma* das Hymenium bzw. das dasselbe tragende Hypothecium nach außen und unten um, so daß das Hymenium an die Fruchtkörperoberfläche gelangt. Den gleichen Vorgang finden wir bei *Tuber puberulum* Berk. et Br. und anderen Formen verwirklicht (Bucholtz 1903). Zunächst stellt auch hier der junge Fruchtkörper eine flache Schale dar, manchmal auch nur eine Grundplatte (Fig. 160 C). An deren Oberfläche treten dann bald Vorsprünge, die ersten Tramaplatten auf, die Vertiefungen zwischen sich lassen. Nun beginnt die Grundplatte sich in der Mitte aufzuwölben (der Schalenrand biegt sich also nicht nach oben und innen). Die Tramafalten verlängern und verzweigen sich, so daß die Vertiefungen zu Hymeniumkammern werden, die durch Hyphengewebe ausgefüllt werden (*Venae externae*). Zwischen den Tramaplatten und den *Venae externae* liegt das ascogene Gewebe. Das Hymenium ist nicht mehr zusammenhängend, bei manchen *Tuber*-Arten auch nicht mehr typisch ausgeprägt, so daß die Ascier unregelmäßig zwischen den *Venae internae* und *V. externae* liegen. Sie entspringen aber stets dem Tramagewebe (*Venae internae*). Bei *Tuber puberulum* reichen die anfangs nicht von dem Gewebe der *Venae externae* ausgefüllten Kammerhöhlungen noch bis an die Fruchtkörperoberfläche, wo sie an verschiedenen Stellen die Oberfläche erreichen. Bei *Choeromyces* (Bucholtz 1908) werden die Tramaadern nicht oberflächlich, sondern im Innern des jungen Fruchtkörpers angelegt, so daß die *Venae externae* nicht nach außen münden (Fig. 161 A). Die knolligen Fruchtkörper der *Tuberaceae* sind nichts anderes als durch eigentümliche Wachstumsvorgänge umgebildete Apothecien und leiten sich grundsätzlich von scheiben- bis schüsselförmigen Apothecien ab.

Wie die *Pezizales* teils gymnokarp, teils hemiangiokarp sind, so finden wir auch bei den *Tuberales* gymnokarpe und hemiangiokarpe Formen. Von rein schüsselförmigen Gebilden (*Petchiomyces*, *Gyrocratera*) steigen die *Tuberales*-Fruchtkörper allmählich zu typisch knolligen Gebilden an (*Tuber*, *Terfezia*). Die Hymeniumkammern sind mindestens in der Jugend noch mit der Außenwelt verbunden, entweder mit einer gemeinsamen Öffnung (*Genea*, *Petchiomyces* usw.) oder durch mehrere über die Knollenoberfläche verlaufende Mündungen, die wenigstens noch in der ersten Zeit offen sind. Die Kammern und Gänge sind hohl oder von einem sekundären Geflecht erfüllt, das von den fortwachsenden Paraphysen gebildet wird.

Auf die an die *Tuberaceae* neuerdings angeschlossenen *Terfeziaceae* näher einzugehen, ist verfrüht, da die Entwicklung ihrer Fruchtkörper noch völlig unbekannt ist. Erwähnt sei nur, daß man sie früher wegen der Anordnung der Ascier zu den *Plectascales* gestellt hat. Für ihre *Tuberaceen*-Natur spricht in gewisser Hinsicht, daß sich die Ascier in Nestern befinden, die durch sterile Adern voneinander getrennt sind. Sie leben teils rein unterirdisch, teils über der Erde.

### III. Die Fruchtkörper der Basidiomycetes.

#### 1. Die flächen- und krustenförmigen Fruchtkörper.

Eine natürliche Gliederung der Basidiomyceten-Fruchtkörper läßt sich, so einfach diese zunächst erscheinen mag, nur sehr schwer bewerkstelligen. Es wird sich zeigen,

daß bei den einzelnen Unterreihen sich die verschiedenen Formen wiederfinden, so flächen-, krusten-, konsolen- und meist auch hutförmige oder keulenförmige Typen. Wenn die flächen- und krustenförmigen gesondert als solche behandelt werden, so deswegen, weil sie mutmaßlich jene Fruchtkörperform darstellen, von der sich alle anderen ableiten lassen. Die Fruchtkörper spielen in der Systematik der *Basidiomycetes* lange nicht die Rolle wie bei den *Ascomycetes*. Viel wichtiger ist bei den *Basidiomycetes* die Beschaffenheit der Basidien, des Hymeniums bzw. des Hymenophors. Man unterscheidet in erster Linie die *Phragmobasidiomycetes* und die *Holobasidiomycetes*, ferner

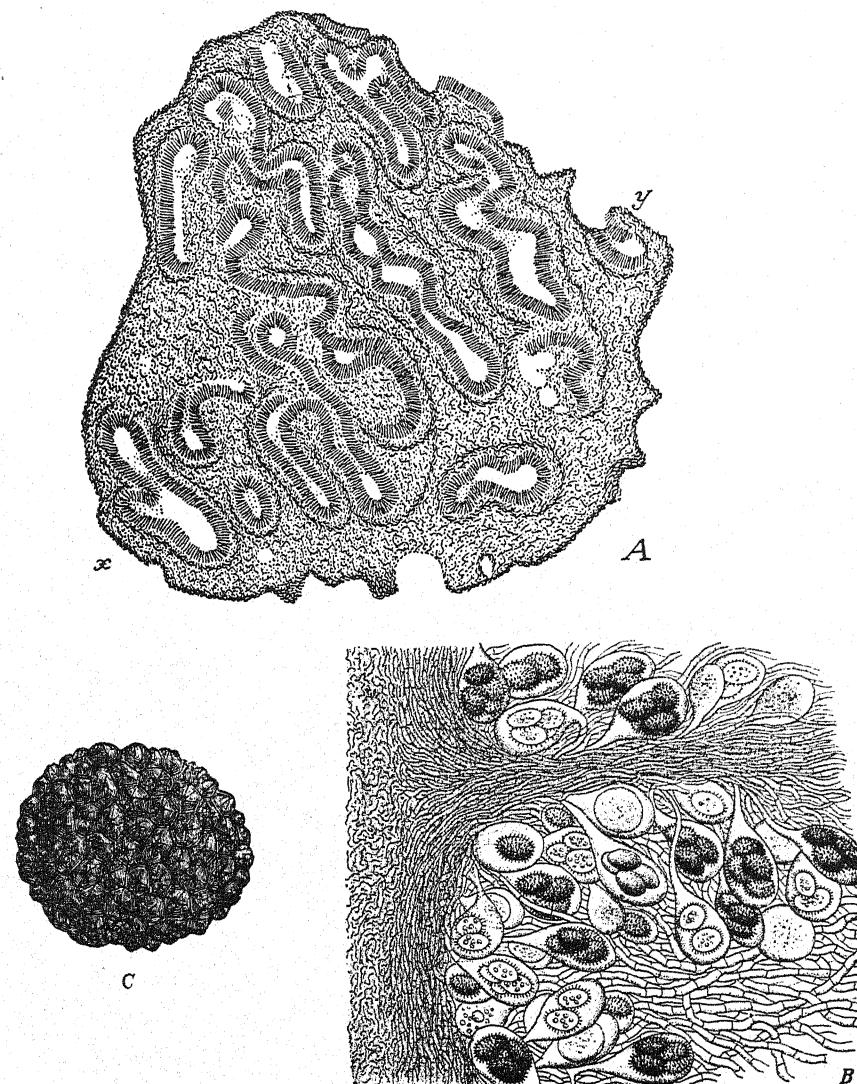


Fig. 161. A *Choeromyces venosus* (Fr.) Th. Fr. Schnitt durch einen jungen Fruchtkörper, x—y Basalplatte, im Innern die Hymeniumkammern. B *Tuber rufum* (Pico) Fr. Schnitt durch einen Fruchtkörper in der Nähe der Peripherie, zwischen den beiden Hymeniumkammern eine Vena interna (Tramaplatte), im Bereich der Ascí die Venae externae. C *Tuber aestivum* Vitt. Fruchtkörper von außen. (A nach Ed. Fischer, B, C nach Tulasne, alles aus Pfl.-fam. 2. Aufl.)

die Formen mit unregelmäßig angeordneten Basidien von jenen mit zu Hymenien verbundenen Basidien und stellt letztere als *Hymenomycetinae* den anderen Formen gegenüber. Wir haben schon im ersten Abschnitt bei der Besprechung der Basidien gesehen, daß der Untergliederung in Phragmo- und Holobasidien der Hauptwert beizumessen ist. Dabei ist die ungeteilte Holobasidie zweifellos der ursprünglichere Typ, der sich unmittelbar aus dem Holoascus ableitet. Die Phragmobasidie ist die abgeleitete Form, die sich durch sekundäre Veränderungen, so durch die Septierung, aus der Holobasidie entwickelt hat, und zwar in absteigender Richtung. Sie ist daher als ein reduziertes Gebilde zu betrachten.

Den primitivsten Fruchtkörpertyp stellen bei den *Basidiomycetes* die flächen- und krustenförmigen Fruchtkörper dar. Einen flächenartigen Fruchtkörper haben wir unter den *Ascomyces* bei *Ascocorticium* kennengelernt, der hier nur aus Ascí besteht, die zu einem geschlossenen Hymenium angeordnet sind. Solche Formen begegnen uns wieder bei den *Basidiomycetes*, und zwar bei den *Corticieae*, bei denen die Fruchtkörper in den typischen Fällen weiter nichts als flächenförmige Mycelpolster sind, deren Oberfläche von dem Hymenium bedeckt ist. An Stelle der Ascí stehen hier die Basidien, die ja nichts anderes darstellen als Ascí mit exogener Sporenabgliederung, wobei noch zu bedenken ist, daß die Basidiosporen trotz ihrer oberflächlichen Abgliederung, ebenso wie die Ascosporen von der Gonotokontenwand, hier der Basidienwand, umschlossen sind. Die Sterigmen entstehen als Ausstülpungen der Basidienwand und schwellen an ihrem Ende zu kopfigen oder elliptischen Säckchen an, in die der Basidienkern einwandert.

Die primitivste flächenförmige Fruchtkörperform der *Corticieae* zeigt kein geschlossenes Hymenium; die Basidien sind auf dem spinnwebartigen oder „schimmelartigen“ Mycelager regellos angeordnet. Hierin stimmen die „Fruchtkörper“ im Prinzip mit den fruchtkörperlosen Formen der *Exobasidiaceae* (Fig. 162 B) und *Hypochnaceae* überein. Unter Umständen können sich leichte Hymenienbildungen bemerkbar machen. Bei den höheren *Corticieae* und den *Peniophoreae* sind die Fruchtkörper flächenförmig, meist krustenförmig und zeigen ein wohl ausgebildetes Hymenium (Fig. 162). Die Basidien sind auf gleicher Höhe angeordnet und schließen eng zusammen, nur unterbrochen von den Cystiden, die aber auch fehlen können (s. Cystiden). Paraphysen sind bei den *Corticieae* nicht vorhanden. Solche kommen nur bei den *Tremellales* (*Auriculariales*, *Tremellales* und *Dacryomycetales*) vor, bei denen die erste „Hymenium“-Anlage aus parallel gestellten sterilen Hyphenenden besteht, den Paraphysen, zwischen die sich die im Subhymenium gebildeten Basidien einschieben und so allmählich eine mehr oder minder geschlossene Basidienpalisade bilden. Bei den *Thelephoraceae* (*Corticieae*, *Peniophoreae*) bilden sich dagegen die Elemente der Hymeniananlage in zwei Organgruppen um, in die Basidien und in sterile Hyphenenden, die wahrscheinlich dazu dienen, die Basidien auseinanderzuhalten (zur Erleichterung der Sporenabschleuderung). Die sterilen Hyphenenden bilden sich teilweise zu Pseudoparaphysen um, indem ihre Kerne degenerieren. Vielfach dehnen sich die Pseudoparaphysen stark in die Breite und drücken die Basidien auseinander. Andere Hyphenenden der Hymeniananlage werden zu Cystiden. Sie machen keine Verbreiterung durch, sondern eine Verlängerung und ragen oft weit über das Hymenium hervor. Sie sind z. T. wohl Hydatoden, soweit ihre Wasserkretion nachgewiesen ist, teils Organe unbekannter Bedeutung (s. Cystiden). Soweit die Cystiden noch eine Funktion ausüben, bleiben ihre Kerne erhalten; in anderen Fällen gehen sie zugrunde. Zum Teil sind sie wohl entartete Basidien (vgl. auch „Das Hymenium“ im folgenden).

Die flächenförmigen Fruchtkörper tragen das Hymenium auf ihrer Oberseite. Dieses ist stets flach und zeigt keinerlei Erhebungen, wie bei den im folgenden besprochenen Formen. Die höchste Stufe der flächenförmigen Fruchtkörper, die zu anderen Typen überleitet und ihnen selbst schon angehört, wird bei der *Thelephoraceen*-Tribus der *Stereaceae* erreicht, wo die Fruchtkörper aus der flächenartigen in eine konsolenartige Gestalt übergehen, ja bei den höchsten Gliedern einen seitlich und schließlich einen zentral gestielten Fruchtkörper darstellen. Die Übergänge zeigen sich am sinnfälligsten bei den Sektionen der Gattung *Stereum*. Die Sektion *Resupinatae*

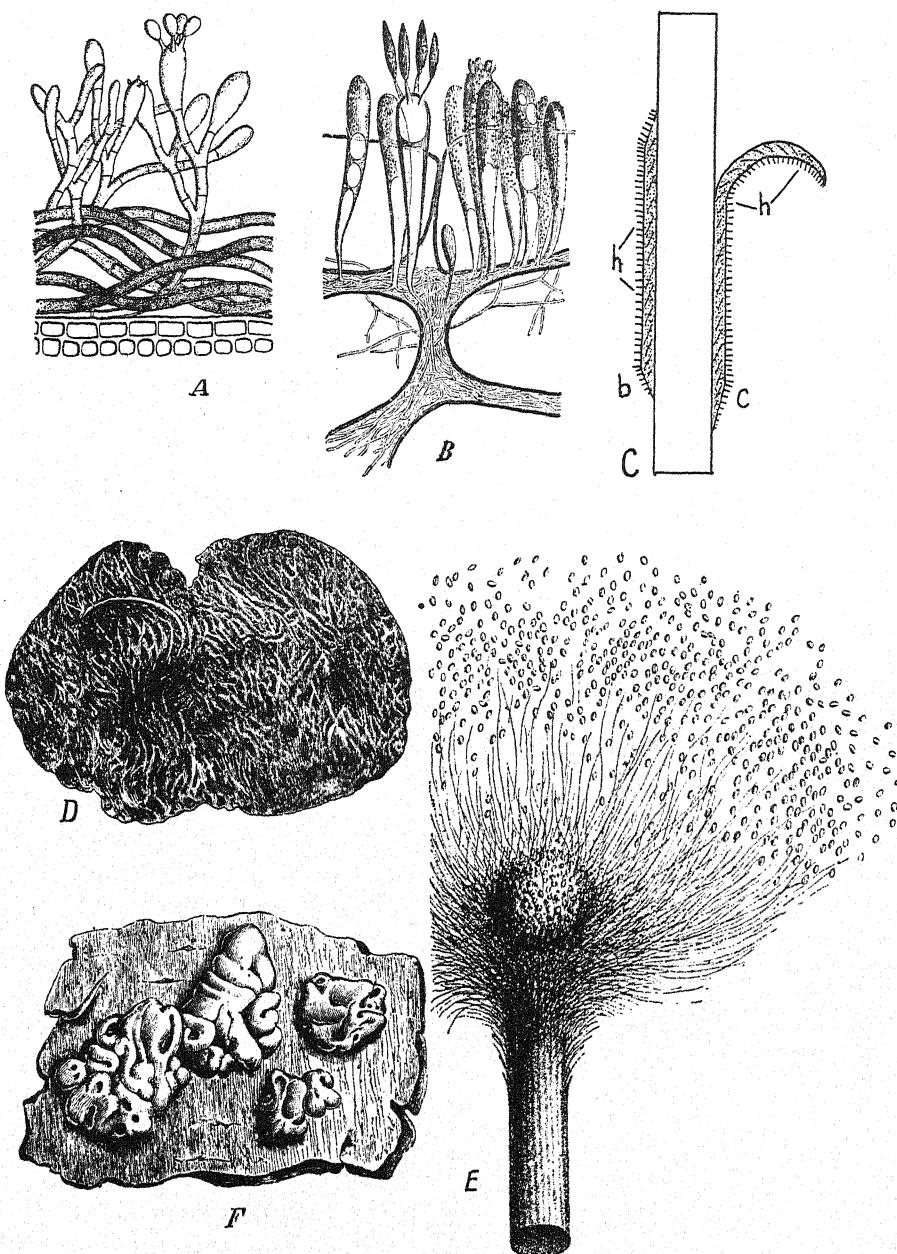


Fig. 162. *A Corticium vagum* Berk. et C., Mycel mit Basidien. *B Exobasidium Vaccinii* Woron., Mycel mit Basidien. *C Hymenochaete tabacina* (Sow.) Lév. *b* der Substratoberfläche anliegender Fruchtkörper (so auf horizontalem Substrat); *c* auf vertikalem Substrat hebt sich der obere Teil des Fruchtkörpers hutförmig ab; *h* Hymenium. *D Hirneola delicata* (Fr.) Bres., Fruchtkörper. *E Hoehnelio-mycetes delectans* (Möll.) Weese, oberer Teil des Fruchtkörpers. *F Exidia glandulosa* (Bull.) Fr., mehrere Fruchtkörper. (*A, F* nach Brefeld, *B* nach Woronin, *C* nach Gwynne-Vaughan, *D, E* nach Möller; außer *C* aus Pilz.fam. 2. Aufl.)

besitzt krustenförmige Fruchtkörper, die das Hymenium auf ihrer Oberseite tragen. Es zeigt sich dabei, daß die Form des Fruchtkörpers wesentlich vom Standort beeinflußt wird. Auf horizontalen Unterlagen sind die Fruchtkörper von *Stereum hirsutum* Pers. krustenförmig mit dem Hymenium auf der Oberseite oder Unterseite, je nach der Lage. Der Umriß des Fruchtkörpers ist mehr oder minder radiär. Auf vertikalen Unterlagen heben sich die oberen Ränder des an sich krustenförmigen Fruchtkörpers vom Substrat ab (Fig. 162 C, 163 B). Auf diese Weise entsteht ein halbiert-hutförmiger Fruchtkörper, der nunmehr auf seiner Unterseite das Hymenium trägt. Die nun-

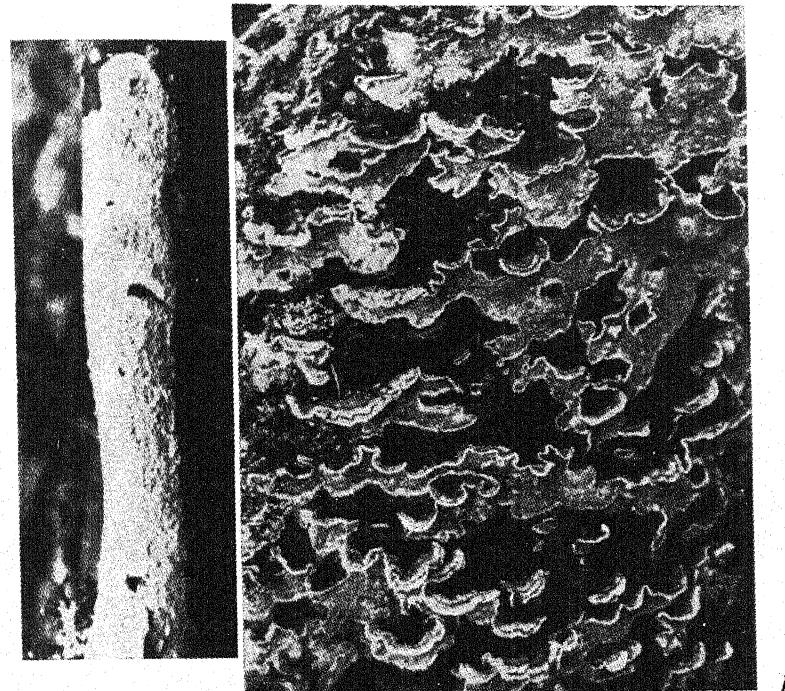


Fig. 163. A *Peniophora byssoides* Bres., Habitus. B *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers. Teils flach anliegende, teils abstehende, konsolenartige Fruchtkörper. (Alles Original.)

mehrige Oberseite (die ehemalige morphologische Unterseite) nimmt eine derbe Beschaffenheit an und zeigt eine strigelhaarige (= hirsutus) Oberfläche. Diese Fruchtkörper kennzeichnen die Sektion „Apus“. In der dritten Sektion, der „Pleuropus“, ist die Ansatzstelle des „Hutes“ zusammengezogen, so daß der Fruchtkörper seitlich gestielt erscheint, z. B. *Stereum spathulatum* Berk. Bei der vierten Sektion endlich, der „Mesopus“, sind die hutförmigen Fruchtkörper zentralgestielt, so bei *Stereum cyathiforme* Fr. Damit haben wir bereits alle wesentlichen Fruchtkörperperformen, die sich von den flächenförmigen Fruchtkörpern ableiten, kennengelernt, die deshalb nur noch kurz behandelt seien. In den Vordergrund der Betrachtungen wird die Gestalt des Hymenophors gerückt werden, der zur weiteren Charakterisierung weiterhilft. Wie die Fruchtkörperform allmählich aus der flächenförmigen in die konsolenförmige, seitlich- und schließlich zentralgestielte oder knollenförmige übergeht, so läßt auch das Hymenophor eine Umgestaltung von der Flächenform in die Warzen-, Stachel-, Falten-, Röhren- und Blätterform erkennen. Die besonderen Fruchtkörper- und Hymenophorformen der *Gastromyces* werden eigens behandelt werden.

## 2. Die Fruchtkörper der Auriculariales, Tulasnellales und Dacryomycetales.

Bei den *Auriculariales* steigen die Fruchtkörper in ihrer Organisationshöhe zu immer besser durchgebildeten Typen auf. Fruchtkörperlos ist die Gattung *Helicosbasidium*. Die Hyphen bilden einen lockeren Filz auf der Unterlage und strahlen am Rande aus. Ein Teil der Hyphen bildet sich in Basidien um, die dann etwas über die Myceloberfläche emporragen. Die Gattung *Achrooomyces* bildet polsterförmige Fruchtkörper von gelatinöser Beschaffenheit. Die Gallerte wird von den Hyphen ausgeschieden. *Eocronartium* bildet walzenförmige Fruchtkörper von bestimmter Gestalt. Die Gestalt kann dadurch modifiziert werden, daß das Moossporogon in die Fruchtkörperbildung einbezogen wird. Die Gattungen *Auricularia* und *Hirneola* bilden schließlich konsolenartige Fruchtkörper, die bei *Hirneola Auricula-Judae*, dem bekannten *Judasohr*, ohrmuschelförmig gestaltet sind. Ihre Konsistenz ist gallertig oder knorpelig (vgl. Fig. 162 D). Trocknen die Fruchtkörper ein, so werden sie hornartig-häutig, quellen aber bei Feuchtigkeit wieder zur alten Gestalt auf. Das Hymenium ist bei den niederen Formen noch völlig flach, bei der letzteren Art aber irgendwie faltig oder bei üppiger Entwicklung netzig oder leistenförmig. *Auricularia* besitzt in den späteren Entwicklungsstadien ein wohl ausgebildetes Hymenium; bei der Gattung *Jola* ist es von Anfang an geschlossen und besteht in der ersten Zeit aus einer Paraphyseschicht. Auf einem älteren Entwicklungsstadium geht ein großer Teil der Paraphysen zur Bildung der Hypobasidien über. *Cystobasidium* ist nicht mehr gallertig, ebenso *Septobasidium*. Letzteres bildet bei den niederen Typen ein spinuwebartiges Geflecht, das sich oft in eine gefärbte basale und eine ungefärbte obere Schicht differenzieren kann. Bei den höchsten Formen, so bei *Septobasidium bogoriense* Pat., bildet das Mycel Hyphensäulen aus, die sich am oberen Ende „pinienartig“ ausbreiten und mit angrenzenden eben solchen Bildungen sich verflechten. In der Gattung *Stilbum* werden köpfchenartige Fruchtkörper ausgebildet. Die Entwicklung verläuft gymnokarp, wie auch bei den übrigen genannten *Auriculariales*. Die Gattung *Hoehneliomycetes* bildet ebenfalls gestielte, köpfchenförmige Fruchtkörper (Fig. 162 E). Die Basidien werden von den sterilen Köpfchenhyphen überragt, bilden aber noch keine zusammenhängende Schicht, so daß von Angiokarpie nicht gesprochen werden kann. Die Sporen werden durch Schleim zusammengehalten und sind als Sporenballen von den Haarhyphen umgeben, scheinen aber nach außen durch. Es zeigt sich somit eine Entwicklung zum angiokarpen Typ hin, ohne diesen aber zu erreichen. Rein angiokarp ist *Phleogena* (syn. *Pilacre*), die unter den *Hymenomycetes* wie *Phragmobasidiomycetes* isoliert dastehet, die nie den angiokarpen Zustand erreichen. Die Gattung wird nur wegen den Phragmobasidien zu den *Auriculariaceae* gestellt, ist jedoch wegen der angiokarpen Entwicklung zu den *Sclerodermatineae* zu stellen (Greis 1937). Die Köpfchen von *Stilbum* und *Pilacrella* sind fleischig, die von *Hoehneliomycetes* gelatinös, wachsartig bis knorpelig; die von *Phleogena* sind von trocken-pulvriger Konsistenz und weichen schon hierin wesentlich von den *Auriculariaceae* ab.

Die *Tremellales* weisen im wesentlichen die gleichen Fruchtkörperbildungen auf wie die *Auriculariales*, nur geben die höchsten Formen weit über die der *Auriculariales* hinaus. Auch in der Gliederung des Hymeniums gehen die höchsten *Tremellales* weiter als die *Auriculariales*. Die *Sirobasidieae* haben gallertige, tropfenförmige Fruchtkörper; die niederen *Tremelleae* besitzen wergartige, krustige, gelatinöse oder wachsartige Fruchtkörper; *Protomerulius* ist krustenförmig, besitzt aber an der Oberfläche wabenartige Erhebungen, die mit dem Hymenium überzogen sind. Die Gattung *Exidia* (Fig. 162 F) weist gallertig-polsterförmige Fruchtkörper auf, die mitunter am Scheitel schüsselförmig eingedellt sein können, so bei *Exidia truncata* Fr.; ähnlich verhält sich *Craterocolla*, während *Tremella fuciformis* Berk. lappen- bis blattartige Fortsätze ausbildet. *Gyrocephalus* besitzt trichterförmige Fruchtkörper, die nicht allseitig geschlossen, sondern an einer Seite offen sind, also gewissermaßen zusammengerollt erscheinen. Das Hymenium befindet sich an der Außen- oder Unterseite. Die Gattung *Tremelodon* endlich besitzt muschelartige oder seitlich gestielte Fruchtkörper und das Hymenium befindet sich auf Stacheln (Fig. 164 A), ebenso bei der Gattung *Protohydnnum* (Fig. 164 B). Damit ähneln diese beiden Gattungen den *Hydnaceae*. Bei den genannten

Gattungen entstehen die Hymenien gymnokarp, bei den *Hyalorieae*, der letzten Tribus, sind die Hymenien in ihrer Entwicklung ähnlich wie bei *Phleogena* (s. *Auriculariales*)

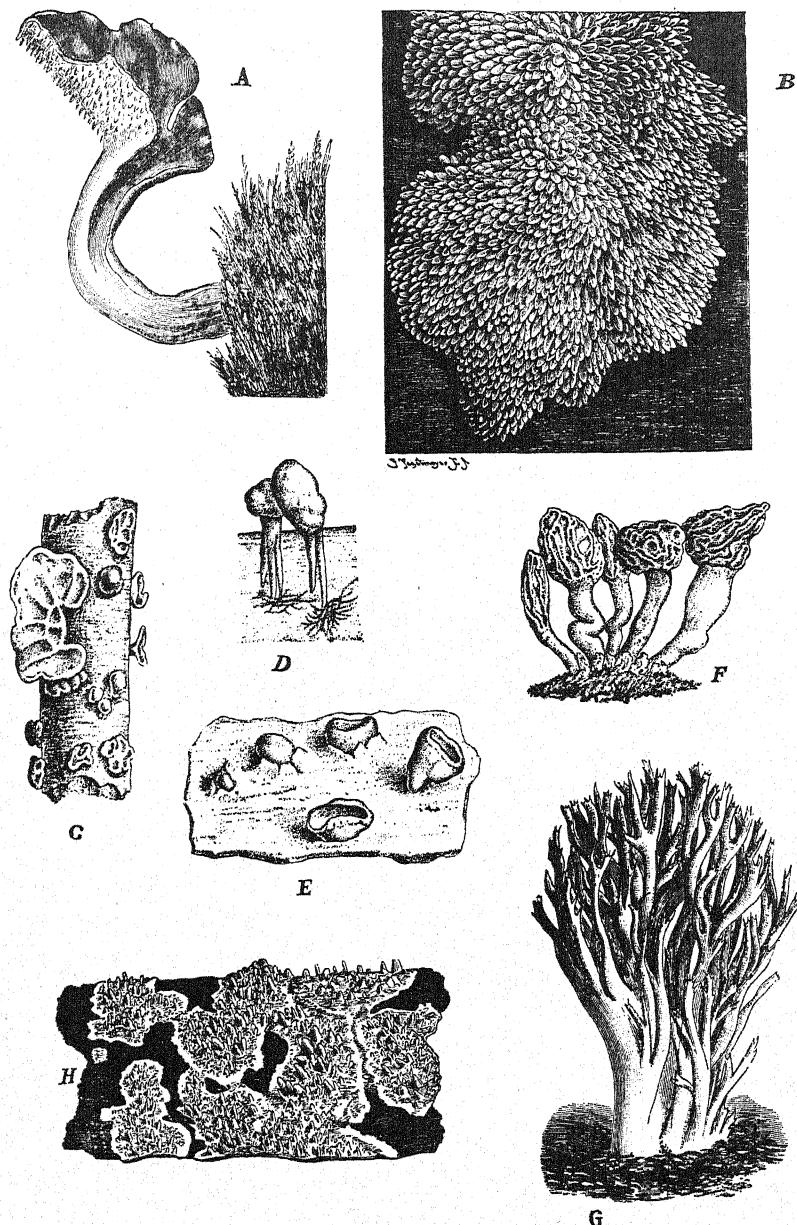


Fig. 164. *A* *Tremellodon gelatinosum* (Scop.) Pers. *B* *Protohydnium cartilagineum* Möll. *C* *Dacryomyces chrysocomus* (Bull.) Tul. *D* *Ditiola radicata* (A. et Schw.) Fr. *E* *Femsjonia luteo-alba* Fr. *F* *Dacryomyces mitra glossoides* (Pers.) Bref. *G* *Clavaria cinerea* Bull. *H* *Radulum orbiculare* Fr. (*A, B* nach Möller; *C, E, F* nach Brefeld, *D* nach Lindau, *G, H* nach Killermann; alles aus Pfl.fam. 2. Aufl.).

angiokarp, so daß es zweifelhaft erscheint, ob diese Gattung hierher gehört. Da sie aber *Tremella*-Basidien besitzt, so mag sie an diesem Platze angebracht sein.

Während die *Auriculariales* quergeteilt, die *Tremellales* längsgeteilte Basidien besitzen, haben ie *Tulasnellales* dimere Holobasidien, die *Dacryomycetales* endlich monomere Holobasidien, die sich vom Typus nur durch ihre langen Keimschläuche zwischen den Basidien und Sterigmen unterscheiden. Beide Reihen gehören daher zu den *Holo-* oder *Autobasidiomycetes*. In der Fruchtkörperkonsistenz zeigen sie dagegen noch im wesentlichen *Auriculariales-Tremellales*-Charakter, so daß sie hier im Anschluß an diese beiden Reihen besprochen seien. Die *Tulasnellaceae* haben fleischig-gelatinöse, dünne Fruchtkörper und leben teils saprophytisch, teils parasitisch. Die *Vuilleminiaceae* bilden gelatinöse Krusten und leben halbparasitisch, die *Brachybasidiaceae* leben parasitisch und besitzen knopfartige Mycelpolster, die aus den Spaltöffnungen der Blätter hervorbrechen (auf *Pinang palmē*; Gämman 1922). Die Fruchtkörperbildungen der *Tulasnellaceae* sind daher primitiver als die der beiden vorherigen Reihen.

Zu wesentlich höheren Fruchtkörperformen steigen die Gattungen bei den *Dacryomycetales* an. Nur selten finden sich flächenförmige Fruchtkörper, meist sind sie gallertig, knorpelig, erinnern teilweise an die *Tremellaceen*-Fruchtkörper und steigen in den höchststehenden Formen zu geweihartigen Fruchtkörpern auf, wie wir sie bei den *Claviariaceae* unter den *Hymenomycetinae* finden. *Ceracea* besitzt krustenförmige Fruchtkörper von wachsartiger Konsistenz, *Dacryomyces* ist vielfach nicht von *Tremella* zu unterscheiden (Fig. 164 C). Die Fruchtkörper von *Ditiola* (Fig. 164 D) erinnern an kurzgestielte *Stibium*-Fruchtkörper, *Femsjonia* besitzt schüsselförmige (Fig. 164 E), *Dacryomitria* lorchelartige (Fig. 164 F) und *Calocera* geweihartige Fruchtkörper.

Damit ist der Formenreichtum der *Proto-* und *Phragmobasidiomycetes* erschöpft. Die vier Ordnungen müssen als Parallelreihen aufgefaßt werden, die hinsichtlich der Fruchtkörperformen gleiche Entwicklungstendenzen zeigen, mit krustenförmigen Fruchtkörpern beginnen und mit gestielten, geweihartigen oder konsolenartigen Fruchtkörpern enden. Da die *Basidiomycetes* in erster Linie nach der Form ihrer Basidien angeordnet werden, wir aber an früherer Stelle (s. Basidie) gesehen haben, daß die Holobasidie die ursprüngliche, aus dem Ascus hervorgegangene Basidienform darstellt, so folgt daraus zwangsläufig, daß die *Protobasidiomycetes* mit ihren unterteilten Basidien nicht ursprüngliche Formen, sondern abgeleitete, und zwar von den *Autobasidiomycetes* abgeleitete, Formen darstellen. Der Hymenophor der *Protobasidiomycetes* zeigt einen einfachen, meist flächenförmigen Bau und weist nur in wenigen Fällen Typen auf, wie sie uns bei den *Autobasidiomycetes* begegnen werden. Lediglich *Tremellobion*, *Protomerulius* und *Prothydnum* weisen stachel- bzw. leistenförmige Hymenophore auf, ähnlich denen der *Hydnaceae*. Fruchtkörperhüllen fehlen, abgesehen von einigen unsicheren Formen, wie *Phleogena* und *Hyaloria*, vollkommen, so daß die Fruchtkörper durchwegs dem gymnokarpen Typ angehören. (Über verwandtschaftliche Beziehungen siehe am Schlusse.)

### 3. Die Fruchtkörper der *Hymenomycetes*.

Betrachtet man die heutigen Systeme der *Hymenomycetes*, so sieht man, daß trotz unserer relativ guten Kenntnisse über diese Gruppe die einzelnen Systeme sich so stark unterscheiden, daß keines dem anderen gleicht. Dies hat seinen Grund darin, daß die einen Forscher dem Hymenium und dem Hymenophor, andere der Basidie die ausschlaggebende Rolle zuschreiben. Hinsichtlich der Fruchtkörpergestaltung und der Hymenophorbildung lassen sich die *Hymenomycetes* in die *Exobasidiaceae*, *Hypochnaceae*, in die *Thelephoraceae* mit den Tribus der *Corticieae*, *Coniophoreae*, *Aleurodiscineae*, *Stereaceae*, *Thelephoreae*, *Craterelleae* und *Cyphelleae* einteilen, ferner in die Familien der *Claviariaceae*, *Hydnaceae* und *Polyporaceae*, letztere mit den Unterfamilien der *Merulioideae*, *Polyporoideae*, *Fistulinoideae* und *Boletoideae*, sowie in die *Agaricaceae* mit zahlreichen Urfamilien. Diese Gruppierung finden wir bei Killermann (in Engler und Prantl, Naturl. Pflanzenfamilien, 2. Aufl. Bd. 6). Eine andere Einteilung gründet sich auf die Lage der Kernteilungsspinde in der Basidie, und man unterscheidet zwi-

schen den *Stichobasidiales* und *Chiastobasidiales*. Die *Stichobasidiales* bilden die Reihe der *Cantharellales* mit den Familien der *Peniophoraceae*, *Exobasidiaceae*, *Clavariaceae* p. p., *Cantharellaceae*, *Thelephoraceae* und *Hydnaceae*. Die *Chiastobasidiales* umfassen die Reihe der *Polyporales* mit den Familien der *Corticaceae*, *Cyphellaceae*, *Clavariaceae* p. p., *Dictyolaceae*, *Radulaceae*, *Meruliaceae*, *Polyporaceae* und *Fistulinaceae*, sowie die Reihe der *Agaricales* mit den Familien der *Hygrophoraceae*, *Agaricaceae*, *Lactariaceae*, *Coprinaceae*, *Paxillaceae*, *Boletaceae*, *Secotiaceae* (und *Podaxaceae*). Diese Einteilung nimmt Gämänn (1927) auf Grund der Untersuchungen von Juel (1898, 1916) und Maire (1902) über die Kernspindellagen an. Diese beiden Forscher unterschieden die *Stichobasidiinae* mit den Untergruppen der *Auriculariae* und *Dacryomycteae*, sowie die *Chiastobasidiinae* mit den *Tremelleae* und *Hymenomyceteae*. Es ist zu bemerken, daß die *Auriculariales* und *Dacryomycetales* den stichischen Phragmobasidentyp, die *Tremellales* und *Hymenomycetales* den chiastischen Holobasidentyp verwirklichen. Solange man die stichische oder chiastische Spindellage als wesentlich betrachtete, war eine Einteilung nach diesem Sinne verfänglich und täuschte sehr natürliche Beziehungen vor. Doch zeigte sich im Verlaufe der letzten Jahrzehnte immer mehr, daß dem Sticho- und Chiasto-Typ längst nicht der phylogenetische Wert zu kommt, den man ihm zuschrieb, daß viele Arten der einen Gruppe eine intermediäre, ja sogar konträre Stellung einnehmen. Auch zeigte sich das wenig erfreuliche Bild, daß morphologisch gut zusammenpassende Gattungen auf verschiedene Familien verteilt werden mußten. Es seien nur die *Clavariaceae* genannt, die zum Teil dem stichischen, zum Teil dem chiastischen Typ zugeordnet werden mußten, wodurch natürliche Verbände zersprengt wurden. Man glaubte früher, daß die stichische Basidie dem Ascus näher stünde als die chiastische, da sie nicht nur ähnliche Spindellagen, sondern auch in vielen Fällen acht Kerne enthält, ferner die Zahl der Sterigmen und damit der Sporen sehr stark schwankend ist. Solange bei der Chiastobasidie ein derartiges Verhalten nicht bekannt war, hatten die Erscheinungen etwas bestechendes für sich. Bald aber zeigte sich, daß auch bei der Chiastobasidie acht Sporen oder wenigstens acht Kerne ausgebildet werden, daß auch bei ihnen die Sporenzahl starken Schwankungen unterworfen ist. Ferner zeigte sich durch die Untersuchungen von Wilcox u. a., daß auch im Ascus verschiedene Spindellagen vorkommen, stichische, chiastische und schräge. Eine achtsporige Chiastobasidie besitzen z. B. *Nidulariopsis* (Greis 1935) sowie eine Anzahl von anderen *Sclerodermatinae* (*Plectobasidiales*), bei denen die Sporenzahl starken Schwankungen unterworfen ist und von acht bis vier variieren kann, so bei *Scleroderma* u. a. Ferner zeigte sich, daß bei typisch stichischen Basidien mit seitlicher Sporeninsertion, so bei *Tulostoma*, die lange als der Typ der stichischen Basidie angesehen wurde, neben stichischen auch chiastische und schräge Spindeln vorkommen können. Damit zeigten sich allmählich Übergänge zwischen den beiden Extremen, besonders auch in der Gattung *Boletus* (Levine 1913), so daß der Wert der Spindellage für die Systematik sehr fraglich wurde und als nicht mehr gerechtfertigt erscheinen kann. Damit fällt auch die befremdende Zertrümmerung der *Clavariaceae* in Fortfall. Es ist nicht mehr möglich, anzunehmen, daß die stichische Basidie die primitivere und die chiastische die aus ihr entstandene Basidie ist; beide können sich selbstständig entwickelt haben; in anderen Fällen sind Übergänge von einer zur anderen vorhanden, so daß sie nicht auf- oder absteigende Bildungen, sondern in vielen Fällen Konvergenzercheinungen darstellen, womit ihre scharfe Scheidung zwangsläufig fallen muß (vgl. auch die Phylogenie der Basidie im ersten Abschnitt).

Die gemeinsame Wurzel der *Thelephoraceae*, *Clavariaceae*, *Hydnaceae* und *Polyporaceae* führt auf Formen vom *Ascocorticium*-Typ zurück, die Wurzel der *Agaricaceae* (einschl. der *Boletaceae*) dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit bei den *Cantharellaceae*-*Dictyolaceae* liegen. Wir werden dementsprechend uns im wesentlichen nach der Ausgestaltung des Hymenophors richten und den einfachen Hymenophor der *Thelephoraceae* und *Clavariaceae* dem stacheligen Hymenophor der *Hydnaceae*, dem röhrenförmigen der *Polyporaceae* und dem blatt- oder lamellenförmigen der *Agaricaceae* + *Boletaceae* gegenüberstellen, die wir uns zunächst eingehender in ihren Beziehungen betrachten wollen. Dazu ist es auch nötig, den Aufbau des Hymeniums sowie die Hüllbildung kennenzulernen.

## a) Das Hymenium.

Die bei den *Auriculariales* und *Tremellales* vorhandenen Paraphysen sind, da sie das Hymenium bilden, echte Bestandteile des Hymeniums, also hymeniale Bildungen. Auch die Pseudoparaphysen der *Hymenomycetinae* sind Hymenialelemente, die aber nicht selbständiger Natur sind wie die Paraphysen der *Auriculariales* und *Tremellales*,

sondern sekundäre Hymenialbildungen, da sie weiter nichts als umgebildete Basidien darstellen (weshalb sie Lohwag „spätgeborene“ Basidien nennt), also Gebilde, die später als die Basidien, aber an der Stelle von Basidien, entstehen. Bei manchen *Coprinus*-„Paraphysen“ kommt es noch zur Kernverschmelzung, woraus ihre Basidiennatur hervorgeht.

Die Cystiden können, wie die Paraphysen und Pseudoparaphysen, Gebilde des Hymeniums sein, sie können aber auch dem unter dem Subhymenium liegenden Gewebe, dem Tramagewebe, entspringen (das dem Hymenophor angehört), und wir unterscheiden daher Hymenial- und Tramalcystiden. Da die Cystiden in manchen Fällen früher als die Basidien erscheinen, so bezeichnet sie Lohwag als „frühgeborene“ Basidien. Auch sie stehen, wenn es sich um Hymenialcystiden handelt, an der Stelle, an der eine Basidie zu erwarten wäre (Fig. 165 A). Die aus dem Tramalgewebe entspringenden Cystiden können natürlich keine „frühgeborenen“ Basidien sein, sondern stellen, wenigstens in manchen Fällen, die Enden von Leitungsbahnen dar und sind zum Teil Hydathoden (Knoll 1912) oder auch Drüsen, wie ihre oft schleimige Absonderung wahrscheinlich macht (Levine 1913). Ihre Natur als Hyphenen von Leitungsbahnen oder Saftgefäßen geht aus den Gloeocystiden hervor, die einen öligem Inhalt führen (so bei *Gloeocystidium*, *Glocopeniophora* u. a.). Auch bei den *Lactariaceae* dringen die Milchgefäße häufig bis ins Hymenium vor und enden an dessen Oberfläche blind, womit sie hier zweifellos die Enden der Milchgefäße (Leitungsbahnen) darstellen. Bei den *Peniophoraceae* finden sich im Hymenium noch andere Cystiden, die meist stachelartige oder sonstige mit stark verdickter Membran versehene Borsten usw. darstellen. Inwieweit sie alle als Cystiden zu bezeichnen sind, ist in vielen Fällen noch unsicher. Sie scheinen irgendwelche unbekannte mechanische Funktionen zu erfüllen (vielleicht Schutzorgane?).

Bei den *Coprinaceae* zeigen die Hymenialelemente, die Basidien, Cystiden und Pseudoparaphysen in vielen Fällen einen deutlich erkennbaren Zusammenhang untereinander (Fig. 165 A). Aus einer Hyphe entspringt ein kurzer Seitenast, der an der Spitze zur Bildung einer Cystide übergeht (primäre Bildung). Unter dieser wächst rechts und links ein seitlicher Auswuchs hervor, der an seinem Ende zur Basidie anschwillt (sekundäre Bildung). Unter der Basidie bilden sich wieder zwei Auswüchse je einer rechts, je einer links, die steril bleiben und zu Pseudoparaphysen werden (tertiäre Bildungen). Das Hyphenbüschel, das die Cystiden, Basidien und Pseudoparaphysen bildet, stellt daher einen synpodialen Basidienstand dar, dessen Äste funktionelle Unterschiede aufweisen. So wechseln immer ab: Pseudoparaphysen, Basidie, Pseudoparaphysen, Cystide, Pseudoparaphysen usw. Die ge-

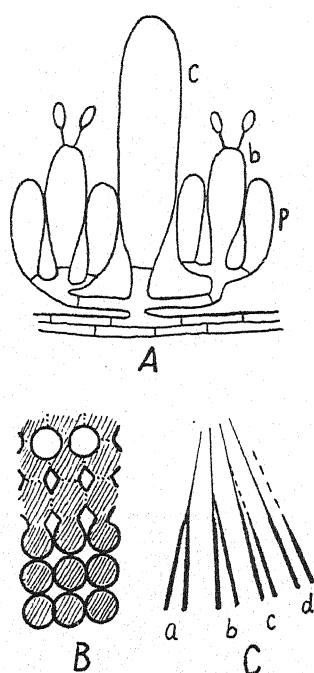


Fig. 165. A Basidienbüschel von *Coprinus*, schematisch, c Cystide, b Basidie, p „Paraphysen“. B Entstehung der Röhren der *Polyporaceae* aus den Stäben der *Hydnaceae* durch Verschmelzung der letzteren, schematisch. C Verschiedene Grade der Lamellen-Gabelung, schematisch; a eine Lamelle gabelt sich auf halber Höhe, b aus der Seite einer Lamelle tritt eine Sekundärlamelle aus, c die Abzweigung der Sekundärlamelle erfolgt am Grunde der Primärlamelle, d die Sekundärlamelle zweigt schon im Hutgewebe ab und erscheint als selbständige Primärlamelle. (Alles nach Lohwag.)

hang untereinander (Fig. 165 A). Aus einer Hyphe entspringt ein kurzer Seitenast, der an der Spitze zur Bildung einer Cystide übergeht (primäre Bildung). Unter dieser wächst rechts und links ein seitlicher Auswuchs hervor, der an seinem Ende zur Basidie anschwillt (sekundäre Bildung). Unter der Basidie bilden sich wieder zwei Auswüchse je einer rechts, je einer links, die steril bleiben und zu Pseudoparaphysen werden (tertiäre Bildungen). Das Hyphenbüschel, das die Cystiden, Basidien und Pseudoparaphysen bildet, stellt daher einen synpodialen Basidienstand dar, dessen Äste funktionelle Unterschiede aufweisen. So wechseln immer ab: Pseudoparaphysen, Basidie, Pseudoparaphysen, Cystide, Pseudoparaphysen usw. Die ge-

meinsame Traghyphe ist eine Tramalhyphe, deren Äste in der Gesamtheit das Subhymenium zusammensetzen. Die unter dem Subhymenium liegenden, das Hymenium und Subhymenium tragenden Hyphen bilden in ihrer Gesamtheit den Hymenophor. Bei *Phleogena* können die Basidienstände als Ähren oder Trauben bezeichnet werden, bei *Jola* als zymöse Fruchtstände.

### b) Der Hymenophor.

Der primitivste Hymenophor ist der flächenförmige, wie er uns bei den *Corticieae* und *Peniophoreae* entgegentritt. Dementsprechend ist auch das Hymenium eine glatte Fläche. Ist unsere Anschauung, daß die *Basidiomyceten*-Urtypen aus *Ascocorticium*-Typen entstanden sind — wofür sich gewichtige Argumente ins Feld führen lassen —, richtig, so muß der flächenförmige Hymenophor (und zwangsläufig damit das flächenförmige Hymenium) als primitiv aufgefaßt werden. Das Hymenium ist an sich stets flach, es überzieht den irgendwie gestalteten Hymenophor als zusammenhängende Fläche. Wie auch bei den *Auriculariales*, *Tremellales* und *Dacryomycetales*, so vor allem bei *Protodontia*, *Protomerulius* und *Protohydnium*, der Hymenophor allmählich Erhabenheiten zeigt — wohl zur Vergrößerung der Hymenaloberfläche —, so tritt uns diese Tendenz auch bei den *Hymenomycetinae* entgegen, und zwar in immer stärkerem Maße. Schließlich ist der Hymenophor immer irgendwie erhaben, zahn-, stachel-, röhren-, waben-, leisten- oder lamellenförmig; und diese Bildungen sind so charakteristisch, daß sie den wichtigsten Charakter für die Unterteilung der Gruppe abgeben (Fig. 166). Bei den *Auriculariales-Tremellales-Dacryomycetales* zeigt der Fruchtkörper in vielen Fällen noch keine Höherentwicklung, aber der Hymenophor schreitet zur Höherentwicklung, so bei *Protohydnium* und *Protomerulius*. Bei *Tremelodon* macht aber sowohl der Fruchtkörper wie der Hymenophor die Aufwärtsentwicklung mit. Bei anderen Formen, so *Pilacrella*, *Phleogena*, *Hypholoma* u. a., schreitet wiederum der Fruchtkörper zu höheren Formen empor, aber der Hymenophor macht die Entwicklung nicht mit. Es scheint daher, daß es nicht richtig ist, den Hymenophor als die Wiederholung des Fruchtkörpers zu betrachten. Beide können vielmehr getrennte Entwicklungen aufweisen, wie auch die *Poriae* deutlich zeigen, bei denen der Fruchtkörper nicht über die Krustenform hinauskommt, der Hymenophor aber zur Röhrenform weitergeschritten ist. Anderseits zeigen die einfacheren *Clavaria*-Arten, *Solenia*, *Cyphella* u. v. a. umgekehrt eine Höherentwicklung des Fruchtkörpers, während der Hymenophor nicht über die Flächenform hinausgeht. Bei den höheren *Clavariaceae* und vielen anderen Formen mit koralloiden oder geweihartigen oder blattartigen Fruchtkörpern machen dagegen der Fruchtkörper und der Hymenophor die Aufwärtsentwicklung zu immer komplizierteren Formen mit.

Man stellt sich die Entstehung der Röhren und Lamellen vielfach durch Verschmelzung der zahn- oder stachelförmigen Hymenophore, etwa der *Hydnaceae* vor (Lohwag). Daß Lamellen auf diese Weise entstehen können, ist zweifellos richtig (Fig. 165 B). So finden wir bei den *Hydnaceae* neben Formen mit pfriemenförmigen Stacheln solche, bei denen mehrere nebeneinanderliegende Stacheln verschmelzen und bandartige Gebilde zustandekommen. So zeigen die Stacheln von *Irpex*-Arten vielfach die Form von Sägezähnen (Fig. 166 A), zuweilen ist die Blattform noch stärker ausgedrückt. Zweifellos richtig ist auch, daß durch Verschmelzung engstehender Stacheln Röhren entstehen können, so daß aus einer *Hydnacee* eine *Polyporacee* werden könnte. Lohwag leitet die zusammengesetzten Röhren vieler *Boletaceae* durch Verschmelzung von schwach koralloiden Hymenophoren ab, wobei die radialen, plattigen Äste eine Streckung und Verstärkung erfahren, während die Querwände dünner sind. Tritt eine noch kräftigere Ausbildung der radialen Wände ein, so gehen schließlich anastomosierende Lamellen hervor und durch Unterdrückung der Querwände echte Lamellen. Man darf allerdings nicht annehmen, daß Blätter auf diese Weise allein entstanden sein können. Vielmehr zeigen die *Cantharellaceae* und besonders die *Dictyolaceae*, daß Blätter oder Lamellen auch aus leistenförmigen Hymenophoren entstehen können. Bei den Stacheln der *Hydnaceae* tritt häufig Gabelung der Stacheln in mehr oder minder großer Höhe über dem Ursprungsort ein. Erfolgt die Verzweigung nahe am Hymenophoransatz oder

im Hymenophor, so können freistehende Stacheln vorgetäuscht werden, während in Wirklichkeit verzweigte vorliegen. Ebenso verhält es sich mit den gegabelten Lamellen

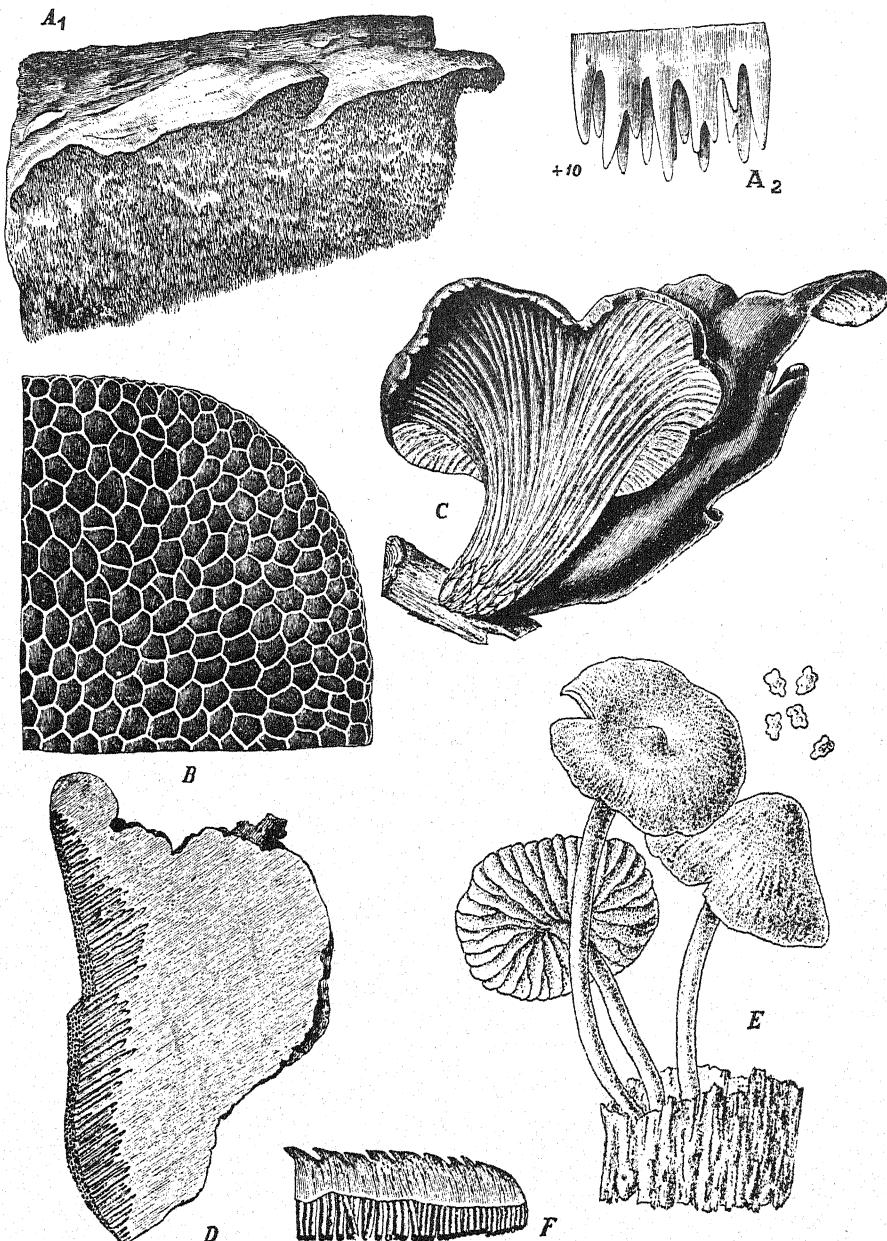


Fig. 166. *A Irpex flavus* Kl. 1 Habitus, 2 Stacheln. *B Hexagonia Pobeguini* Har. Fruchtkörper von der Unterseite mit wabenartigen Poren. *C Paxillus panuoides* Fr. *D Trametes Pini* (Brot.) Fr. *E Leptotrichia euchroa* Pers. *F Fistulina hepatica* (Schaeff.) Fr. Hymenophorstück mit isolierten Röhren. (E nach Cooke, das übrige nach Killermann; aus Pfl.fam. 2. Aufl.)

der *Agaricaceae* (Fig. 165 C). Die Gabelung kann auf zweifache Weise vor sich gehen. Entweder es wird aus der einen Seite einer Lamelle ein Tramafortsatz von blattförmiger Gestalt gebildet, so daß die neue Lamelle schwächer ist als die alte, oder die alte Lamelle gabelt sich an der Spitze in zwei gleichstarke Äste von Blattgestalt, und es kann nicht zwischen primärer und sekundärer Lamelle entschieden werden. Erfolgt die Gabelung — nach der einen oder anderen Weise — schon kurz nach der Anlage der Lamelle im Tramagewebe, so treten uns die beiden Tochterlamellen beim reifen Fruchtkörper als selbständige Lamellen entgegen, während sie in Wirklichkeit zusammenhängen. Tritt die Gabelung später, also auf größerer Höhe ein, so werden wir die beiden Lamellen als primäre und sekundäre unterscheiden können, oder zum mindesten als eine gegabelte Lamelle. Nicht zu verwechseln mit den gegabelten Lamellen sind die eingeschalteten Lamellen. Diese erreichen meist den Stiel nicht, sondern beginnen in der Mitte des Hutes und erstrecken sich bis zum Hutrande. Sie sind in der Regel selbständige Bildungen aus der Trama, können aber auch einmal durch Gabelung einer Lamelle entstehen, wenn die Gabelung nicht die ganze Länge der Lamelle erfaßt, sondern nur einen mehr oder minder großen peripheren Teil. Die Lamellen mancher *Lenzites*-Arten sind zum Teil wohl nicht durch Umwandlung von Röhren entstanden, sondern aus Leisten-hymenophoren hervorgegangen. Bei anderen *Polyporaceae* sind dagegen die waben- oder labyrinthartigen Lamellen (*Hexagonia*, Fig. 166 B; *Daedalea*) mit großer Wahrscheinlichkeit weiter nichts als unregelmäßig gewordene Röhren. Eckige Röhren finden sich bei den *Polyporaceae* und *Boletaceae* häufig.

Einer besonderen Erwähnung bedürfen die Röhren von *Fistulina* und *Theleporus* (*Polyporaceae-Fistulinoideae*). Der Hymenophor bildet in der Jugend eine glatte Fläche und besitzt nur einige wenige warzige Erhebungen (nach Lohwag 1936, „Becher“). Diese verlängern sich später zu kleinen hohlen Zapfen (Fig. 166 F). An der Innenseite sind sie vom Hymenium überzogen, genau wie die Röhren der *Polyporaceae*. Lohwag stellt *Fistulina* zu den *Cyphellaceae*, da er die Fruchtkörper der letzteren für Hymenophore hält, was jedoch nicht der Fall ist (Greis 1938; *Solenia*). Die vermeintlichen Röhren sind in Wirklichkeit selbständige Fruchtkörper, und der Hymenophor ist nicht röhrenförmig, sondern glatt (wie bei den *Thelephoraceae*). *Fistulina* aber besitzt nach Lohwag am Fruchtkörper Hymenophore, ist also keine *Cyphellaceae*, sondern eine *Polyporaceae*, trotz der isolierten Röhren (Hymenophore). Bei anderen *Polyporaceae*, so bei *Poria* (Brefeld 1889), erheben sich bestimmte Bezirke des Hymenophors zu ringwallartigen Gebilden, die an der Innenseite das Hymenium mit den Basidien tragen, am Rande aber steril bleiben. Die Ringwälle können bei manchen Formen noch kurz bleiben und kaum über die Porenform hinausgehen, bei anderen werden sie dagegen zu mehreren mm langen Röhren. Auch für derartige Poren kommt eine Entstehung durch Umbildung von Stacheln nicht in Frage, so daß für die Ableitung der Poren und Röhren mehrere Möglichkeiten vorhanden sind und sie in vielen Fällen selbständige Bildungen darstellen, die aus keiner anderen Form als höchstens aus der Leistenform entstanden sein können.

Bezüglich des Zeitpunktes der Hymenium- und Hymenophoranlage sind bei den höheren *Hymenomycetinae* zwei Typen verwirklicht, die teilweise durch Zwischenstufen verbunden sind. Bei den *Thelephoraceae*, *Clavariaceae*, *Hydnaceae* und *Polyporaceae* wird das Hymenium sehr früh angelegt, schon vor der Ausgestaltung der Hymenophore. Zur Zeit der Hymenophorausgestaltung (Bildung zu Leisten, Zapfen, Poren) werden immer neue Hymenienelemente dem Hymenium eingegliedert. Bei den *Agaricaceae* wird das Hymenium erst angelegt, wenn die Hymenophore voll ausgebildet, wenn also die Lamellen fertiggebildet sind. Die Hymenumelemente werden hier nahezu alle zur gleichen Zeit angelegt, so daß alle Basidien gleich alt sind und dementsprechend auch die Sporenabschleuderung zur gleichen Zeit stattfindet. Nach der Sporenabschleuderung ist das Hymenium der *Agaricaceae* erschöpft; bei den *Polyporaceae*, soweit es sich um ausdauernde Formen handelt (*Phomes*, manche *Poria*- und *Polystictus*-Arten), kann die Sporenausbildung sich über Jahre hin erstrecken. Meist wird dann das alte Hymenium im nächsten Jahre von einem neuen überwachsen, so daß sich Stockwerke von Hymenien auf Schnitten durch *Phomes*-Fruchtkörper feststellen lassen. Bei vielen *Agaricaceae* lassen sich die Blätter vom Hute trennen, ebenso die Röhrenschicht (der

Hymenophor des Hymeniums) bei den *Boletaceae*. Die Röhren der meisten *Polyporaceae* lassen sich dagegen nicht abtrennen. Ihre Trama ist mit der Fruchtkörpertrama innig verbunden (so bei *Trametes*). Während bei den *Agaricaceae* die Basidien gleichzeitig reifen, bilden die *Coprinaceae* eine Ausnahme, deren Basidien zwar gleichzeitig, und zwar nach der Fertigung der Lamellen (Hymenophore), angelegt werden, aber sukzessive reifen, und zwar vom Hutrande aus zur Hutmitte hin. Bei manchen *Coprinus*-Arten, besonders bei den größeren, mit kegelförmigem Hut ausgestatteten, werden die reifen Partien der Lamellen durch Autolyse aufgelöst, und die Sporen tropfen mit dem Lysat ab (vgl. Fig. 15 A). Diese Autolyse schreitet entsprechend der vom Rande zur Hutmitte erfolgenden Sporenlösung vom Hutrande zur Hutmitte fort. Bei kleineren Formen, deren Hüte — im Gegensatz zu den größeren — weit aufgespannt werden, unterbleibt eine Autolyse der Lamellen und diese verfaulen nach der Sporenejakulation wie bei den übrigen fleischigen *Agaricaceae*. Man kann aus diesen Erscheinungen schließen, daß die Autolyse, die bei den größeren *Coprinus*-Hüten stattfindet, im Dienste der Sporenverbreitung steht. Die großen Hüte werden wegen ihrer Gebrechlichkeit nicht aufgespannt, sondern stehen höchstens mit dem unteren Rande etwas vom Stiele ab. Die am oberen Lamellenende abgestreuten Sporen würden daher an den unteren Lamellenpartien haften bleiben. Um dies zu vermeiden, werden die unteren Basidien zuerst reif (am Hutrande), die hier sich befindenden Lamellenbezirke werden aufgelöst und so die Sporen frei. Nunmehr reifen die Basidien der nächsthöheren (nunmehr unteren Zone) und das Spiel wiederholt sich. In der Jugend werden die Lamellen der *Coprinus*-Arten vielfach durch lange Cystiden, die bis zur gegenüberliegenden Lamelle hinwachsen und sich in deren Oberfläche einbohren, auseinandergehalten. Gegen die Basidienreife zu werden aber auch die Cystiden aufgelöst, so daß sie nicht mehr im Dienste der Sporeabschleuderung stehen können.

### c) Die Fruchtkörperhüllen der Hymenomycetinae.

Die *Thelephoraceae*, *Clavariaceae*, *Hydnaceae* und *Polyporaceae* gehören ebenso wie die *Auriculariales*, *Tremellales*, *Tulasnellales* und *Dacryomycetales* (mit einigen unsicheren Ausnahmen von *Phleogenia* und der *Hyaloriaceae*) dem gymnokarpen Fruchtkörpertyp an. Die *Agaricaceae* verwirklichen den hemiangiokarpen Typ und nur einige Formen unsicherer Stellung sind Vertreter des angiokarpen Typs (*Secotiaceae*). Bei den niedersten *Agaricaceae* kommen auch völlig gymnokarpe Typen vor, aber die größte Mehrheit ist hemiangiokarp, d. h. die Hymenien werden angiokarp, von Hüllen eingeschlossen, angelegt, aber bei der Reife frei, indem die Hüllen zerreißen bzw. bei der Stielstreckung zerrissen werden.

Nach dem Zustandekommen der angiokarpen Jugendentwicklung kann man bei den *Hymenomycetinae* mehrere Typen unterscheiden. Die primitivste Jugendangiokarpie kommt dadurch zustande, daß sich der jugendliche Hutrand gegen den Stiel hin einrollt und das junge Hymenium überdeckt. Es kann dabei zu einer Art primitiver Hüllbildung kommen, indem die Hyphen des Hutrandes über dessen Oberfläche hinauswachsen und mit den Hyphen der Stieloberfläche in Verbindung treten. Das verbindende Gewebe kann dabei als eine leichte Hülle in Erscheinung treten, aber nur auf Längsschnitten des noch jugendlichen Fruchtkörpers festgestellt werden, nicht aber, wenn der Hut sich entfaltet hat. Dieser primitive hemiangiokarpe Typ kommt bei *Hygrophoreae* (Fig. 167) und *Clitocybeae* vor. Zur Zeit der Basidienreife liegt, wie auch bei den übrigen hemiangiokarpen Typen, das Hymenium frei, von keinerlei Hülle umschlossen.

Bei einem zweiten Typ ist der Hut von allem Anfang an eingerollt und mit dem Stielgewebe verwachsen. Zwischen Hut und oberem Teil des Stiels tritt bei der Hymeniumanlage ein ringförmiger Spalt, die sogenannte Ringhöhle auf, in der sich das Hymenium ausbildet. Von der oberen Decke der Ringhöhle wachsen kleine Vorsprünge hervor, die jungen Lamellenanlagen. Die äußersten, an der Deckenoberfläche sich befindenden Hyphen sind palisadenförmig angeordnet, lassen aber noch keine Basidien, Pseudoparaphysen oder Cystiden erkennen, was für die *Agaricaceae* typisch ist. Erst wenn die als Lamellen ausgebildeten Hymenophorwülste nach unten gewachsen und

ausgewachsen sind, differenziert sich ihre Oberfläche in die Hymenialelemente. Während der ganzen Entwicklung sind die Lamellen und das Hymenium von mindestens einer Hülle umschlossen. Bei einem ersten Untertyp setzt sich das Tramagewebe des Hutes in die Stielperidie oder Stielrinde fort und ist fest mit dieser verbunden. Dieses Verbindungsgewebe zwischen Hut und Stiel, das seiner Abstammung nach eine Huttrama ist, wird *Velum partiale* oder innere Hülle genannt. Wenn sich der Hut aufspannt und der Stiel zu strecken beginnt, was zur Zeit der Basidienreife stattfindet, wird das *Velum partiale* zerissen. In manchen Fällen ist es sehr vergänglich und kurze Zeit nach der Stielstreckung und Hutaufspannung nicht mehr nachzuweisen. In anderen Fällen ist es jedoch von dicker Beschaffenheit und nach der Hutaufspannung entweder am Hutrande als Hautfetzen oder am Stiel als mehr oder minder deutlicher Ring zu finden, wo es als Kragen erhalten bleibt. Diesen Kragen bezeichnet man als *Annulus inferus* oder *Annulus schlechthin* oder als *Ring*. *Annulus inferus* wird er genannt, weil seine Ansatzstelle relativ tief am Stiel sich befindet. Die bei manchen Arten am Hutrande sichtbaren Überreste des *Velum partiale* (wenn es sich nämlich am Stiele löst, statt am Hutrande) bezeichnet man als *Cortina* oder *Hutrandeschleier* (*Cortinarius* usw.). Ein sehr vergängliches *Velum partiale* besitzen z. B. Arten von *Coprinus*, *Lactarius* und *Marasmius*. Bei anderen Gattungen, so z. B. bei *Hypoloma*, *Psalliotu*, *Lepiota*, ist es dagegen sehr drah und bleibt schließlich als stabiler Ring am Stiel dauernd sichtbar. Bei manchen Arten löst sich das drah ausgeprägte *Velum partiale* sowohl am Stiel als am Hutrande ab und bleibt dann als verschiebbarer Kragen am Stiele hängen. Diesen beweglichen Ring nennt man *Annulus mobilis* (manche *Lepiota*-Arten, *Armillaria*, *Coprinus*-Arten usw.). Die drah Beschaffenheit der verschiedenen Formen des *Velum partiale* kommt dadurch zustande, daß ihm vom Hut- und Stielgewebe neue Hyphen an- und eingegliedert werden (vgl. die Fig. 168, 169, 170).

Bei einem dritten Typ endlich findet sich neben dem *Velum partiale*, das das Hymenium von der Außenwelt abschließt, solange es in der Entwicklung begriffen ist, noch eine Hülle, die den ganzen Fruchtkörper umspannt, das sogenannte *Velum universale*, auch äußere Hülle oder *Teleoblem* genannt. Diese Hülle entsteht aus einem Hautbildungsgewebe, der sogenannten *blematogenen Schicht*, die die knöllchenförmige Fruchtkörperanlage umgibt. Diese Schicht ist manchmal mit der eigentlichen Hutoberhaut und der Außenseite des *Velum partiale* eng verbunden, so daß sie sich von diesen Geweben nur auf Längsschnitten durch den jungen Fruchtkörper als selbständiges Gewebe nachweisen läßt. Bei der Hutaufspannung wird das *Velum universale* in feine Flocken, in Schuppen oder Fetzen zerissen und ist auf der aufgespannten Hutoberfläche als solche noch anzutreffen. In anderen Fällen, bei denen es sehr drah ausgebildet ist, bleibt es als Warzen (*Lepiota acutesquamosa*, Fig. 168) oder als große Hautstücke (*Amanita muscaria*, Fliegenpilz; Fig. 169, 170) erhalten.

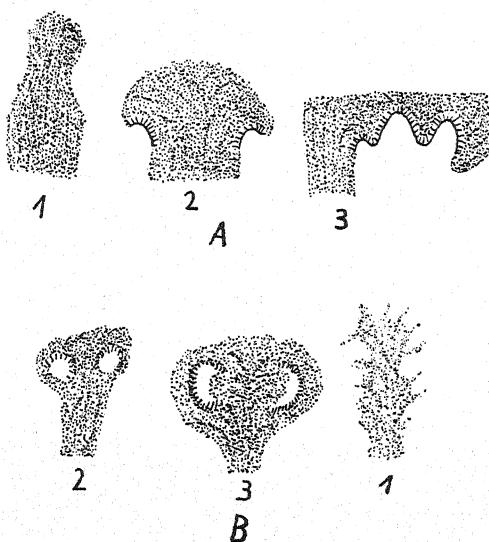


Fig. 167. *A* *Hygrophorus miniatus* Fr. Entwicklung eines angiokarpen Fruchtkörpers der *Agaricales*. 1 Beginnende Hütendifferenzierung, 2 Anlage des Hymeniums, 3 Anlage der Lamellen. *B* *Hemigaster candidus* Juel. 1 Fruchtkörperanlage, 2 der Hut ist abgegrenzt und trägt auf seiner Unterseite den Hymenophor, 3 halbreifer Fruchtkörper. Die Entwicklung verläuft anfangs angiokarp, später gymnopak. (A nach Douglas, B nach Juel.)

Später verschwinden diese Fetzen oft ganz, so die weißen Velum-universale-Fetzen des Fliegenpilzes, und der alte Hut zeigt keinerlei Spuren mehr von einer ehemaligen Hülle. Bei *Lepiota acutesquamosa* u. a. bleibt es als Warzen dauernd sichtbar. Ob es erhalten bleibt oder völlig verschwindet, hängt davon ab, ob sich zwischen Hutober-

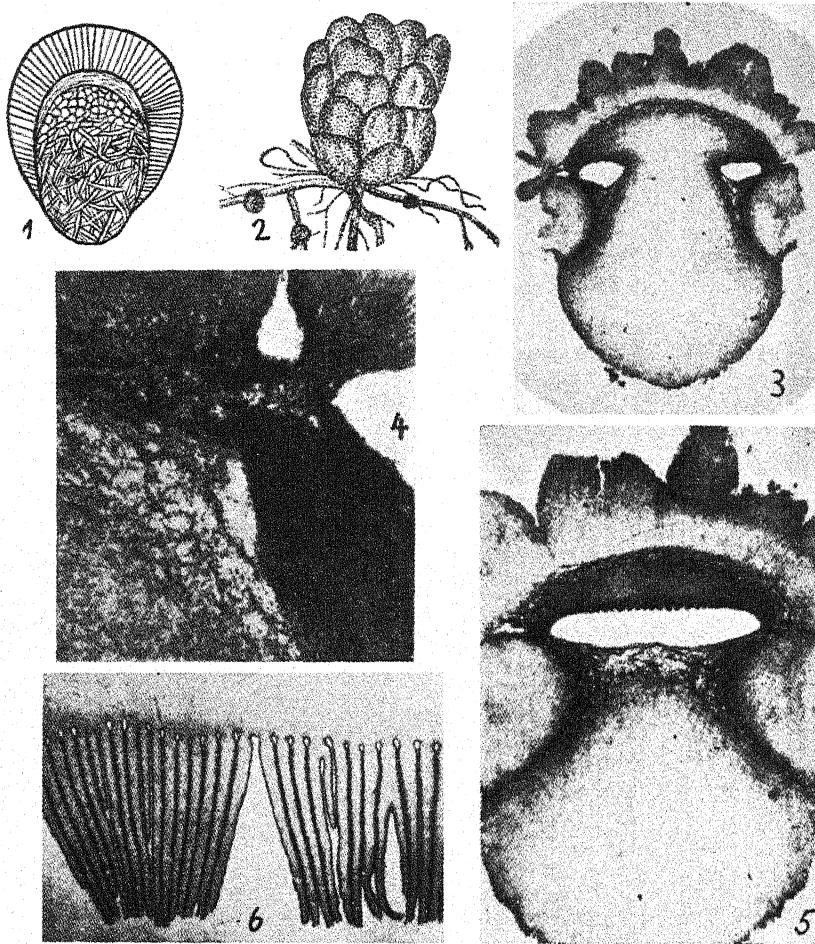


Fig. 168. *Lepiota acutesquamosa* Weinm. 1 Schematischer Längsschnitt einer Fruchtkörperanlage; radial schraffiert die Hülle, tangential gestrichelt Huthaut, zellig das Hutgewebe, lockeres Geflecht der Stiel. 2 Mycel mit verschiedenen alten Fruchtkörpern. 3 Junger Fruchtkörper im Längsschnitt; die Ringhöhle ist gebildet, außen die warzig werdende Hülle (Velum universale, das an der Stielknolle nur als dünne Schicht vorhanden ist, zwischen Stiel und Velum universale das Velum partiale, das sich vom Stiel abzulösen beginnt und später als Ring am Stiel vorhanden ist). 4 Hutrand im Augenblick der Ringhöhlenentstehung, die reißenden Hyphen noch deutlich zu sehen; links die warzige Hülle (Velum universale) [Bild ist um 90° links gedreht zu denken]. 5 Anlage der Lamellen auf der Hutunterseite; tangentiauer Schnitt, unter der Ringhöhle das Velum partiale, anschließend der Stiel. 6 Fast ausgewachsene Lamellen, z. T. gegabelt, der schwarze Rand der Lamellen ist die Hymenien-schicht. (Nach Greis.)

fläche und Velum universale eine gut ausgeprägte Trennungsschicht befindet oder nicht. Die Trennungsgewebe verschleimen vielfach und die Hüllereste des Velum universale fallen vom Hute ab; in anderen Fällen verschleimt das Velum universale selbst und bildet an den älteren Hüten einen schmierigen Überzug. In einigen Fällen ist das Velum universale wiederum von einer dünnen und flockigen Schicht bedeckt,

die man als primäres Velum universale oder als Protoblem im Gegensatz zu dem sekundären Velum universale oder Teleoblem (dem Velum universale schlechthin) anspricht. Bei der Stielstreckung wird das Velum universale auch zwischen Hutrand und Stiel zerrissen und bleibt am Stiele als sogenannte Volva oder Scheide zurück (z. B. *Amanita phalloides* u. a.; Fig. 170 C). Alle Arten mit einem Velum universale besitzen auch ein Velum partiale, außer *Amanitopsis*. Doch ist dieser letzte Fall noch unsicher. Es könnte sein, daß das Velum partiale hier nur sehr schwach ausgeprägt ist und daher später nicht als Ring zurückbleibt. Hier können nur entwicklungs geschichtliche Studien die Entscheidung bringen.

Bei manchen Formen des dritten Typs ist das Velum partiale in besonderer Weise ausgebildet, die mit der Hutlage in der ersten Entwicklungszeit zusammenhängt. Normalerweise wird der Hut in mehr oder minder senkrechter Lage zum Stiel angelegt und bildet mit dem Stiel einen Winkel von etwa 90°. Bei einigen Formen bildet die Hutlage mit dem Stiel aber einen sehr spitzen Winkel, so daß die innere Hutoberfläche und das Hymenium dem Stiel fast parallel laufen. Das Velum partiale, das dann auch die Lamellenschneiden an ihrer ganzen Ausdehnung überdeckt (zwischen dem oberen Teil des Stiels und der inneren Hutoberfläche) und das in Wirklichkeit nur ein Analogon zu dem echten Velum partiale darstellt, löst sich bei der Hutaufspannung am unteren Hutrande los, bleibt aber am Hut-Stielwinkel mit dem Stiel verbunden. Beim Hutaufspannen wird es zunächst vom Stiel abgelöst und schließlich auch vom Hutrande, und es bleibt als sogenannte Manschette, Armilla oder Annulus superus (so genannt nach der am Hutwinkel liegenden, also hochgelegenen Ansatzstelle), am Hut-Stielwinkel hängen (Fig. 170 D). Die Manschette ist kein echtes Velum partiale, sondern eine Bildung der Lamellentrama (und damit auch der Huttrama). Die am Stiel anliegenden Lamellenschneiden wachsen mit vielen Hyphen zum Stiel hinaus und bilden an der Oberfläche des eigentlichen Stielhüllengewebes ein etwa blasig aussehendes Gewebe, die Manschette. Diese Manschettenbildung hängt mit der eigenartigen Bildungsweise der Lamellen bei manchen *Amanita*-Arten zusammen.

Bei den übrigen *Agaricaceae* (außer bei einigen *Coprinus*-Arten) entsteht, wie schon geschildert, der Hymenophor (die Lamelle) dadurch, daß die Deckschicht der Ringhöhle mit kleinen leistenförmigen Fortsätzen nach unten in die Ringhöhle einwächst (Fig. 168, 5). Bei manchen *Coprinus*- und *Amanita*-Arten entsteht jedoch keine Ringhöhle zwischen Hut und Stiel, sondern das Gewebe bleibt hier erhalten. In diesem Gewebe treten nunmehr Lücken auf, die sich rings um den Stiel herum ausbilden und vom Hutansatz am Stiel nach außen zum Hutrande hin radiär verlaufen. Die zwischen

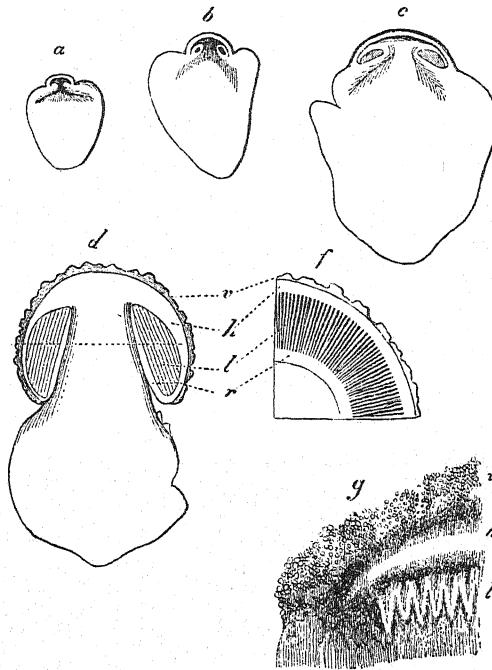


Fig. 169. *Amanita rubescens* Fr. a-f Verschiedene Stadien der Fruchtkörperentwicklung. v Velum universale, h Hutmöbel, l Lamellen, r Velum partiale (der spätere Ring); g Entstehung der Lamellen, die dadurch erfolgt, daß ohne Ausbildung einer Ringhöhle die Lamellen als Hyphenverdichtung in radialer Richtung aus dem Gewebe herausgeschnitten werden, während das Gewebe zwischen ihnen zerreißt und so die Zwischenräume entstehen. Diese Entstehungsweise ist fraglich. (Nach De Bary aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

den Gewebelücken verbleibenden radiären und meridionalen Gewebebalken bilden die Grundlage der Lamellen, das Lamellentramagewebe, an deren Oberfläche sich die Hyphen aufrechtstellen und die Hymeniumpalisade bilden (Fig. 169 g). Die Lamellen hängen an ihrer zukünftigen Schneide von Anfang an mit der Stieloberfläche (der Stielperidie) zusammen, und an der Stelle, an der die Lamellschneiden mit der Hutperiode zusammenstoßen, werden die Hyphenzellen kugelig und bilden das Gewebe der Manschette. Bei der Streckung des Stiels und der Aufspannung des Hutes wird die Manschette sowohl von der Lamellschneide als auch von der Stielperiode gelöst, bleibt aber am Hut-Stielwinkel haften. An der Außenseite (der morphologischen Oberseite) der Manschette sieht man häufig von oben nach unten verlaufende Rillen, die Stellen, an denen die Manschette mit den Lamellschneiden verwachsen war, während die zwischen den Rillen liegenden Rippen die Stelle der Lamellenzwischenräume kennzeichnen.

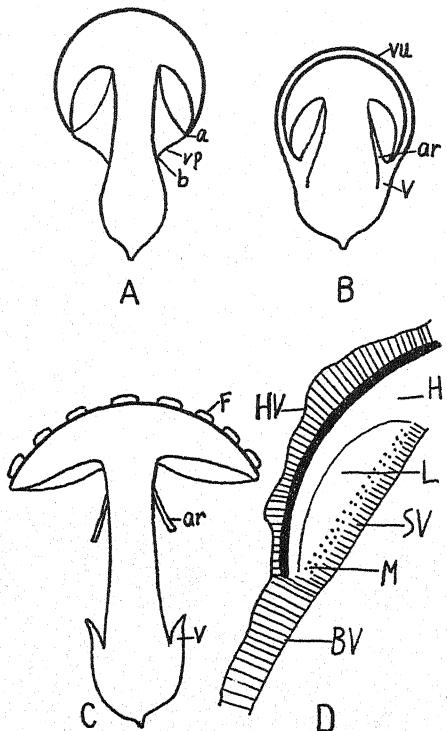


Fig. 170. Verschiedene Agaricaceen-Fruchtkörper mit ihren Hüllen (schematisch). A Nur ein Velum partiale (vp) vorhanden, das sich entweder bei *a* oder bei *b* zuerst lösen kann. B—C Auch ein Velum universale (vu) vorhanden, das am reifen Fruchtkörper am Hute als Fetzen (*F*) und am Stielgrund als Volva (*v*) zurückbleibt, das Velum partiale (*ar*) ist am reifen Fruchtkörperstiel als Manschette (*Armillä*, *ar*) vorhanden. D Die Hüllen bei *Amanita muscaria*, schematisch. H Hut, HV Hutvolva, BV Volva der Stielbasis (Knolle), M Manschette, SV Stielvolva, L Lamellen, H Hutgewebe (nach der Auffassung von Lohwag). HV und BV unser Velum universale, SV und M das besonders ausgebildete Velum partiale; schwarz die Hutrinde.

(A—C nach Ed. Fischer, D nach Lohwag.)

pern überzieht das Hymenium nicht die ganze Fruchtkörperoberfläche — soweit die Hüte so entstehen, daß die keulige Fruchtkörperspitze sich nach den Seiten hin hutartig verbreitert. In diesem Falle bleibt der Scheitel des anfangs mehr oder minder keuligen Fruchtkörpers, die nachherige Hutoberfläche, frei vom Hymenium, aber es finden sich vielfach noch Gebilde, die wie Basidien palisadenartig angeordnet, aber nicht langgestreckt, sondern kugelig sind und vielfach steckengebliebene Konidienketten vortäuschen, bei einigen Arten, so bei *Nyctalis*, aber noch Chlamydosporen

Hinsichtlich der Deutung der einzelnen Hüllen bei den Agaricaceae herrscht zum Teil große Meinungsverschiedenheit. Die eigenartige Auffassung Lohwags hinsichtlich Nomenklatur und Homologisierung der Hüllen und der Lamellenbildung bei *Amanita* (Lohwag in Linsbauer, Handb. der Pfl.-Anatomie 1940) kann hier nicht geteilt werden. Die Homologisierung der einzelnen Hüllen wird von den verschiedenen Forschern verschieden vorgenommen. Die meisten Schwierigkeiten ergeben sich aus der nicht immer leichten Untersuchung über die Hüllentstehung. Fassen wir die Haupttypen der Hüllentstehung kurz zusammen, so ergibt sich etwa folgendes Bild. Bei den rein gymnocharken Formen ist die äußere Oberfläche der Fruchtkörperanlagen als eine mehr oder minder ausgeprägte „Rinde“ vorhanden, die man als Peridie oder auch als „Volva“ bezeichnen kann. Bei den gymnocharken Formen entsteht das Hymenium nun in diesem „Rinden“gewebe und stößt bis an die Oberfläche vor, so daß keine Hüllentwicklung zu erkennen ist, wie z. B. bei den keuligen gymnocharken Fruchtkörpern. Bei den hutförmigen Fruchtkörpern. Bei den hutförmigen Fruchtkörpern.

abschnüren können. Bei völliger Rückbildung dieser ehemaligen Hymeniumpalisade bilden die Palisadenelemente die Hutoberhaut, die vielfach leicht abschälbar ist.

Neben dieser Entstehungsweise der Hüte gibt es aber noch eine andere. Wie wir bei den *Thelephoraceae* gesehen haben, entstehen seitlich gestielte Hüte dadurch, daß sich ein apikaler Teil der ursprünglichen Fruchtkörperkruste vom vertikal stehenden Substrat ablöst und zunächst dachartig vom Substrat absteht. Durch Zusammenziehung des Gewebes an der Abhebungsstelle vom Substrat entsteht ein seitlich gestielter, halbierter Hut. Durch Verlagerung des seitlichen Stieles in die zentralen Partien des Hutes (aus statischen Gründen) entsteht ein zentralgestielter Hut. Unter einzelnen *Agaricaceen*-Gattungen finden wir alle Übergänge von der Kruste zum dachförmigen, seitlichen und zentral gestielten Hut. Bei derartig entstandenen Hüten ist die Hutoberseite die ehemalige Fruchtkörperunterseite. Die Hutrinde kann daher auch kein umgebildetes, steriles Hymenialgewebe mehr darstellen und ist von dem Hutoberhautgewebe der hutförmigen Fruchtkörper, die aus keuligen Anlagen entstanden sind, wesensverschieden, nicht homolog. Durch dachförmige Emporwölbung eines krustigen Fruchtkörperteiles entstandene Hüte sind stets gymnoparp. Durch Umbildung aus einer säulenartigen oder kugeligen Fruchtkörperanlage durch seitliches Wachstum der oberen Partien entstandene hutförmige Fruchtkörper können gymno- oder hemiangiokarp sein, je nachdem die sich vorstülpende Hutfläche dauernd in Zusammenhang mit dem jugendlichen Stielgewebe bleibt oder nicht. Erfolgt die Hutbildung an der Oberfläche der knäueligen Fruchtkörperanlage durch seitliches Wachstum der oberen Partien, so entsteht ein völlig gymnoparker Hut. Erfolgt die Hutzifferenzierung aber in tieferen Schichten der apikalen Fruchtkörperanlage, so spannt sich zwischen dem Hut- und Stielgewebe eine Hautschicht aus, die unter dem Hut durch schizogene Lückenbildung von der Hutunterseite zurückweicht und dem von der Hutunterseite entspringenden Hymenophor Platz macht. Diese Lücke ist die Ringhöhle, die rings um den Stiel ausgebildet wird (Fig. 168, 3). Läßt die anfangs knäuelige Fruchtkörperanlage keinerlei äußere Hülle erkennen, so entsteht ein Fruchtkörper, der ein Velum partiale allein besitzt, das vergänglich oder ausdauernd sein kann und im letzten Falle am Hutrande als Cortina oder am Stiel als Annulus inferus zu sehen ist. Ist aber die junge, knäuelförmige Anlage selbst von einer Hülle umgeben, und entsteht der Hut in den tieferen GeWEBeschichten der Anlage, so finden wir einerseits ein Velum partiale, wie vorher, außerdem aber noch ein Velum universale, das über die gesamte Fruchtkörperanlage + Velum partiale herumgreift und später an der Hutoberfläche und an der Stielbasis noch zu sehen ist, am ersten als Hautfetzen, Fasern, Schuppen oder Warzen, an letzterer als Stielvolva, Grund- oder Basalvolva. Man kann sich nun bei solchen Fruchtkörpern darum streiten, ob man die Hülle, die den gesamten Fruchtkörper einhüllt, das Velum universale, als echte Peridie bezeichnet oder ihr einen hymenialen Ursprung zuschreibt, wie bei den einfachsten, aus keuligen Fruchtkörperanlagen entstandenen Hutfruchtkörpern, wo ja, wie bei den keuligen *Clavariaceae*, die ganze Fruchtkörperoberfläche von der Hymenialtrama überzogen ist.

Bei einem vollkommenen, mit allen Hüllen versehenen Hutfruchtkörper, wie bei den manschettentragenden *Amaniteae*, kann man daher folgende Hülle unterscheiden. An der Oberfläche das sogenannte Protoblem (primäres Velum universale), darunter das Velum universale, unter diesem die Stielrinde („Stielvolva“), die ihrerseits zwischen Hutrand und Stielbasis vom Velum universale und zwischen Hutwinkel und Hutrand vom Annulus superus, der Manschette, überzogen ist. Im Bereich der Hutoberhaut ist der Hut an der Oberfläche ebenfalls vom Velum universale überdeckt, das hier als „Hutvolva“ bezeichnet werden kann (Lohwag). Die Hutoberhaut geht in das Trennungsgewebe über, das Hutoberhaut und Hutvolva voneinander trennt, sei es, daß es lysigen (Verschleimung), oder schizogen zerfällt, worauf sich die Hutvolva von der Hutoberfläche loslässt.

Abschließend erübrigts sich nur noch darauf hinzuweisen, daß von den höheren *Hymenomycetinae* die *Hydnaceae* dem gymnoparpen Typ angehören, desgleichen die *Polyporaceae*, die *Agaricaceae* zum Teil dem gymnoparpen (nur wenig vertreten), zum größten Teil aber dem hemiangiokarpen Typ. Bei den *Hydnaceae* und *Polyporaceae* finden wir noch flächenartige Fruchtkörper, die in ihren höchsten Formen zum zentral-

gestielten Huttyp aufsteigen. Bei den *Agaricaceae* ist der flächige Typ kaum mehr verwirklicht, doch finden sich noch resupinate Fruchtkörper, so bei *Paxillus panuoides*, wobei aber in der gleichen Art die seitlich gestielten Fruchtkörper überwiegen (vgl. Fig. 166 C). Seitlich gestielte Fruchtkörper finden sich auch bei anderen Gattungen, so z. B. bei *Crepidotus*, *Claudopus*, *Schizophyllum*, *Pleurotus* und *Panus*. Im übrigen herrschen die zentralgestielten Hütte vor. Der Hymenophor ist bei den *Hydnaceae* stachelförmig, bei einigen sägezahnförmig, bei den *Polyporaceae* pore-, röhren- oder labyrinthartig, bei den *Agaricaceae* vorwiegend rein blattförmig, wobei aber bei den *Boletaceae* noch die Röhrenform vorhanden ist und bei den niedrigeren *Agaricaceae* noch durch Queradern verbundene Lamellen vorkommen, die besonders am Stielansatz infolge dichter Anordnung der Querleisten noch porenförmig sein können. Bei den *Cantharellus*-Arten sind die Hymenophore leistenförmig und verzweigt.

#### 4. Die „Fruchtkörper“ der *Uredinales* und *Ustilaginales*.

Fruchtkörper im eigentlichen Sinne des Wortes kann man den beiden Ordnungen kaum zugestehen, doch zeigen die Aecidien, Uredolager und Teleutolager vielfach Ansätze zu einer Art Fruchtkörperbildung, indem diese „Lager“ von besonderen Hüllen umgeben werden, so z. B. bei dem sogenannten Bechertyp der *Uredineen*-Aecidien. Diese werden, wie schon besprochen (s. Sexualität der *Uredinales*), von einer Pseudoperidie umgeben, die aus umgebildeten Aecidiosporen gebildet wird. Von einem primitiven Fruchtkörper, ähnlich denen der *Zygomycetes* (s. diese), könnte man bei den so genannten Sporenballen von *Dosassania*-Arten unter den *Ustilaginales* sprechen. Hier werden die Brandsporen in einem Hyphengeflecht gebildet und auch bei der Reife umschlossen, ähnlich den Zygogen von *Mortierella* bzw. denen von *Endogone*. Eine Peridie läßt sich an den Hüllyphen nicht unterscheiden. Damit sind die Fruchtkörperbildungen der Rost- und Brandpilze erschöpft.

#### 5. Die Fruchtkörper der *Gastromycetes*.

Die Fruchtkörper der *Gastromycetes* unterscheiden sich von denen der übrigen *Basidiomycetes* durch ihre angiokarpe Entwicklung. Das sporenbildende Gewebe bleibt von Anfang an und dauernd von einer Hülle, der Peridie, umschlossen, auch nach der Basidienreife. Die Sporen werden entweder durch Zerfall des ganzen Fruchtkörpers frei, oder sie gelangen durch Öffnungen, die unregelmäßig und schizogen entstehen, ins Freie, oder die Gleba (sporenbildendes Gewebe) wird durch einen Stiel über die Bodenoberfläche emporgehoben, wobei bei der Stielstreckung die Peridie zerrissen wird. Nach der Anordnung der die Gleba aufbauenden Gewebe unterscheidet man verschiedene Fruchtkörperautypen, so den gleichmäßigen, den lakunären, den koralloiden, den mehr- und den einhäutigen Typ (Fig. 171). Beim gleichmäßigen Typ entwickeln sich die Basidien völlig gleichmäßig im Raume der Gleba. Hierher gehört z. B. *Tulostoma* (Greis 1937). Beim lakunären Typ treten in der Gleba durch Auseinanderweichen der Hyphen Kammmern auf, die entweder vollkommen von regellos angeordneten Basidien erfüllt sind, oder deren Wände von einem Basidienhymenium überzogen sind. Diesen Typ finden wir bei den *Melanogastraceae*, *Sclerotermatinciae*, *Nidulariineae* und bei *Nidulariopsis* unter den *Sphaerobolaceae* (Greis 1935, 1937). Der koralloide Typ (im Sinne Lohwags) ist dadurch gekennzeichnet, daß von einem zentralen, polster- oder achsenförmigen Gewebekomplex radial verlaufende Wülste entspringen, die sich korallig verzweigen. Die zwischen den Wülsten verbleibenden Zwischenräume sind die Glebakanmern. Bei den Angehörigen dieses Types können die ersten Glebakanmern lakunär entstehen, so daß Übergänge vom lakunären zum koralloiden Typ zu beobachten sind. Der koralloide Typ ist bei den *Hymenogastraceae*, *Lycoperdaceae* und *Hysterangiaceae* verbreitet. Vom koralloiden Typ leitet sich der mehrhäutige Typ (im Sinne Lohwags) ab, indem sich einzelne korallioide Äste unter der Peridie hutartig verbreitern und an der Innenseite der hutförmigen Gebilde korallioide Äste entspringen, die Tramaplatten, so bei manchen *Hysterangiaceae* und bei den *Clathraceae*. Der ein-

hütige Typ entsteht endlich aus dem mehrhütigen Typ dadurch, daß die seitlichen Hüte unterdrückt werden und nur der endständige zur Entwicklung kommt. An der Innenseite des oft glockenförmigen Hutes entspringen die koralloiden Tramaplatten. Hierher gehören die *Phallaceae*, *Hydnangiaceae* und *Podaxineae*. (Hinsichtlich der Ableitung der Glebatypen durch Lohwag vergl. auch die Auffassung Ed. Fischers in E.P., 2. Aufl., Bd. 7, Gastromycetes.)

Bei den *Sphaerobolaceae* wird bei der Glebareife die ganze Gleba durch Turgordruck abgeschleudert und kommt als Ganzes zur Verbreitung. Bei den *Nidulariinae* isolieren sich bei der Reife die einzelnen Glebakammern als sogenannte Peridiolen, die von einer eigenen Wand umgeben erscheinen, die aber nur das Gewebe der Trama-Adern darstellt. Lohwag (1926) betrachtet die einzelnen Peridiolen nicht als Glebakammern, die sich später isolieren, sondern als eigenständige Fruchtkörper, die ursprünglich eine

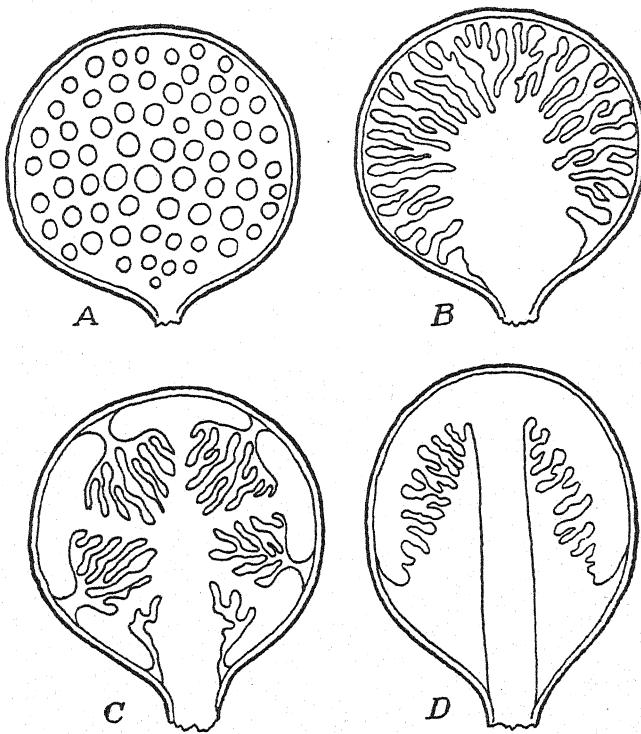


Fig. 171. Schematische Darstellung der Fruchtkörper-Bautypen der *Gastromycetes*. A Lakunärer, B koralloider, C mehrhütiger, D einhütiger Typus. (Nach Ed. Fischer aus Pfl.fam. 2. Aufl.)

becherartige Gestalt besessen hätten, die ihrerseits mittels eines Stieles, des sogenannten *Funiculus*, in einer gemeinsamen Becherhülle (der sonstigen Fruchtkörperperide) entspringen. Diese Auffassung dürfte nicht richtig sein. Die Gleba verschleimt bei manchen Gattungen, so bei *Sphaerobolus* und *Nidulariopsis*, bei anderen (*Sclerodermataceae*, *Lycoperdineae*) zerfällt sie zu einer pulverigen Masse, die von derbwandigen Hyphen durchzogen ist, den sogenannten Capillitiumfasern (s. diese). Die Capillitiumfasern können auch fehlen. Bei den *Phallineae* werden die Tramateile der Gleba in eigenartige Bildungen umgewandelt, die als sogenannte Receptacula in Erscheinung treten und besonders bei den *Clathrus*-Arten und bei der *Phallaceen*-Gattung *Dictyophora* sehr schöne netz- oder schleierartige Gebilde darstellen.

Unter Berücksichtigung des Bauplanes und der Fruchtkörperorganisation, die bei den einzelnen Reihen erreicht werden, lassen sich die *Gastromycetes* in folgendes Schema gliedern (nach Ed. Fischer, 1933, abgeändert von Greis 1937).

Höhere Formen	Tulostoma	Nidulariinae	Sclerodermatinae	Lycoperdineae	Clathraceae	Phallaceae	Podaxineae
Hymenogastrineae	?	Melanogastraceae	Hymenogastraceae				Hydnangiaceae
Bauplan	gleichmäßig	lakunär	koralloid	mehr Hüttig		einhüttig	

Hysterangiaceae

Die Fruchtkörper der *Hymenogastrineae* sind meist knollenförmig und leben hypogaeisch, nur in wenigen Fällen epigaeisch. Die Basidien liegen regellos in Glebakammern oder kleiden die Kammern als regelmäßiges Hymenium aus. Bei einigen *Hydnangiaceae* sind außer den Basidien noch Cystiden vorhanden. Die Basidien sind 1—8sporig. Das Tramagewebe ist fleischig, bei einigen Formen gallertähnlich (*Hysterangiaceae*). Die Fruchtkörper entstehen, wie bei den *Hymenomycetes*, auf tertären Mycel, das meist in Form von Mycelsträngen entwickelt ist. Die Fruchtkörperperidie ist bei den einfacheren Formen die Fortsetzung der Strangrinde und heißt dann Mycelialperidie. Bei koralloiden Fruchtkörpern kann sich auch das Tramagewebe der Glebwülste an der Peridienbildung beteiligen, indem sich die Äste der Tramaplatten unter der Peridie verbreitern und sie überziehen. Man spricht dann von einer Tramalperidie (Lohwag). Wir finden sie bei den *Hysterangiaceae*, wo sie knorpelig-gallertig ist. Auch bei den mehrhütigen Fruchtkörpern beteiligt sich der hutartige Teil, die Trama, an der Peridienbildung (*Phallogaster*) und ist auch hier gallertig, sogenanntes Hut-Tramagallert (Lohwag). An der Außenseite kann die Tramaperidie noch ein Pseudoparenchym bilden; das Lohwag als modifiziertes Hymenalgewebe bezeichnet und Hymenalperidie nennt. Die Peridie zerfällt bei der Reife durch Fäulnis.

Die Fruchtkörper der *Sclerodermatinae* sind bei den niederen Formen knollenförmig, so bei *Scleroderma*, und besitzen keinerlei Stiel, doch kann ihre basale Region wurzelartig zusammengezogen sein. Bei den *Calostomataceae* tritt eine Stielbildung auf, und zwar nachträglich; bei den *Tulostomataceae* wird ein echter Stiel gebildet, der in der jungen Fruchtkörperanlage an der Basis vorgebildet ist und sich gegen die Fruchtkörperreife streckt (Greis 1937). Bei manchen *Sclerodermatinae* leben die Fruchtkörper dauernd hypogaeisch, bei den höheren Formen, so den *Tulostomataceae*, werden sie unterirdisch angelegt, später aber durch den Stiel über die Bodenoberfläche emporgehoben. Die Gleba gehört dem lakunären Typ an, und die Basidien sind in den meisten Fällen regellos in Kammern angeordnet. Bei den höchsten Formen, so bei *Sphaerobolus iowensis*, *Nidulariopsis melanocarpa*, treten uns typische Kammern entgegen, deren Innenwände mit einem mehr oder minder wohlgebildeten Hymenium bekleidet sind. Die Basidien gehören dem chiaxtobasidialen Typ an, auch bei *Tulostoma*, doch zeigt sich bei letzterem ein schwankendes Verhalten (Greis 1937), so daß längs-, quer- und schräggestellte Kernteilungsspindeln zu beobachten sind; jedenfalls ist *Tulostoma* nicht stichobasidial. Die Sporen stehen akrospor oder pleurospor (besonders typisch bei *Tulostoma* und *Scleroderma*-Arten). Außer den Basidien kommen im Hymenium z. B. bei *Tulostoma* noch Capillitiumfasern und bei *Battarrea* eigenartige Hyphen mit spiralförmig verdickten Wänden, sogenannte Elateren, vor, deren Deutung noch unsicher ist (nach Maublanc und Malençon soll es sich um degenerierte Sporen handeln). Bei den meisten Formen zerfällt die Gleba bei der Reife in eine pulvige Masse, bei *Sphaerobolus* und *Nidulariopsis* wird die Gleba als Ganzes bis zu einem Meter weit abgeschossen. Um den Abschleuderungsmechanismus einer Erklärung zugängig zu machen, müssen wir uns den Aufbau der Fruchtkörperperidiens bei den beiden Pilzen betrachten. *Sphaerobolus* (Pitra 1870) besitzt von außen nach innen folgende Hälften: 1. eine gallertige Mycelialschicht (bei *Sphaer. iowensis* fehlend), 2. eine Pseudoparenchymenschicht,

3. eine Faserschicht, 4. eine Palisadenschicht, 5. die Sporangialwand (Fig. 172). *Nidulariopsis* (Greis 1935, 1937) besitzt von außen nach innen folgende Schichten:

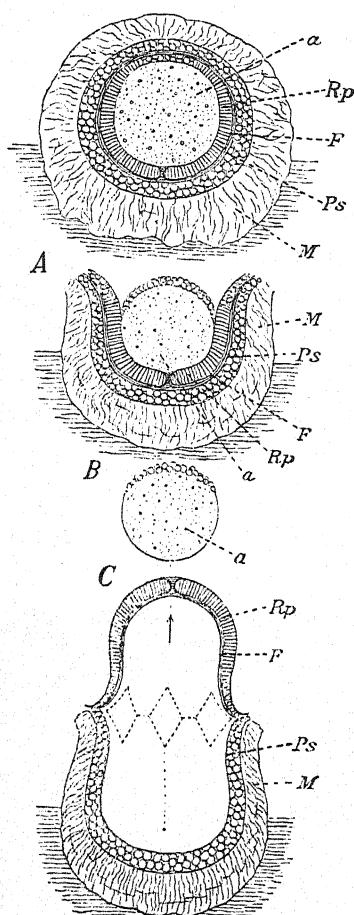


Fig. 172. *Sphaerobolus stellatus* Tode.  
A Schematischer Längsschnitt durch einen jungen, B durch einen halbreifen, C durch einen reifen Fruchtkörper, der seine Gleba abgeschossen hat. a Gleba, Rp Receptaculum (Glebahülle), F Faserschicht, Ps Pseudoparenchymatschicht, M gallertige Mycelialschicht. (Nach Ed. Fischer aus Pfl.fam. 2. Auflage).

1. die äußere pseudoparenchymatische Peridie, die als Becher im Substrat sichtbar ist, 2. die mittlere Peridie, die becherförmig ist und aus dickwandigen Zellen besteht, 3. die innere Peridie, die als Palisadenschicht mit radialgestreckten Zellen ausgebildet ist, 4. die Sporangialwand (Fig. 173). Die Palisaden- oder Collenchymschicht von *Sphaerobolus* ist reich an Glykogen, das sich bei der Reife der Gleba in hochosmotische Zucker umwandelt. Durch den damit zusammenhängenden Turgoranstieg in dieser Schicht wird die Glebakugel, die Sporangiole, nach oben gedrückt, und die außerhalb der Palisadenschicht sich befindenden Schichten werden am Scheitel sternförmig aufgerissen, so daß

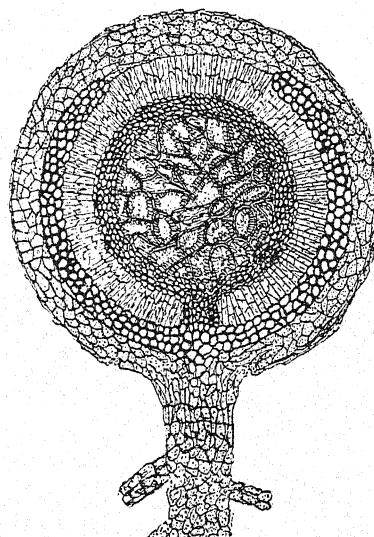


Fig. 173. *Nidulariopsis melanocarpa* Greis. Längsschnitt durch einen jungen Fruchtkörper, der unten in einen wurzeligen Strang ausläuft. Außen die Mycelialschicht, darunter die dickwandige, nicht um den Scheitel herumgreifende Faserschicht (Tramalbecher), darunter die radiale Collenchymschicht, die an der Basis durch den Glebastiel unterbrochen ist, innen die Glebowand mit den Glebakammern. (Nach Greis.).

die Sporangiole offen daliegt. Bei niedriger Temperatur und schwachem Licht ist die Umwandlung des Glykogens in Zucker langsam, das Aufreissen der äußeren Peridien erfolgt langsam und die Sporangiole bleibt im Becher liegen. Bei höheren Temperaturen (bei etwa 32,5°) und bei starkem Licht geht die Glykogenumwandlung rasch vor sich, und die Palisadenschicht stülpt sich unter der Wucht des Turgordruckes nach außen um, wobei die auf ihrer Innenseite liegende Sporangiole nunmehr nach außen auf ihren Scheitel gelangt und mit großer Kraft fortgeschleudert wird (Walker 1925, 1927; s. auch Sporangien und die Deutung des Abschleuderungsvorganges durch Bünnig).

Bei *Nidulariopsis* erfolgt die Sporangiolenejakulation etwas anders. Die mittlere Peridie, die bei *Nidulariopsis* aus dickwandigen Zellen besteht (die entsprechende Schicht ist bei *Sphaerobolus* faserig ausgebildet), reicht nicht um den Scheitel der Sporangiole herum, sondern umfaßt nur deren untere zwei Drittel als ein Becher. Sie verquillt bei der Glebareife stark und übt auf die äußere Peridie mittels der Sporangiole einen erheblichen Druck aus, so daß diese reißt; desgleichen wird die völlig um die Sporangiole herumgreifende innere Peridie zerrissen. Die Sporangiole ist durch einen kurzen Fuß mit der mittleren Peridie verbunden. Die innere Peridie wird zugleich konvex nach außen gestülpt, trägt an ihrem Scheitel die Sporangiole und an ihrer Unterseite die Reste der verquollenen mittleren Peridie. Die innere Peridie, die als Palisadenschicht ausgebildet ist, ist wie bei *Sphaerobolus* reich an Glykogen, das sich ebenfalls bei der Glebareife in Zucker umwandelt. Der dadurch entstehende Druck hilft bei der Sprengung der äußeren Peridie mit, beteiligt sich aber nicht an der Sporangiolenschleuderung. Dies geht schon daraus hervor, daß die Sporangiole im Gegensatz zu *Sphaerobolus* nie sofort abgeschleudert wird, sondern je nach der Witterung bzw. den Feuchtigkeitsverhältnissen mehr oder minder lange auf der vorgestülpten mittleren Peridie sitzenbleibt. Ihre Abschleuderung erfolgt bei trockener Witterung. Die Überreste der mittleren, verquollenen Peridie an der Unterseite

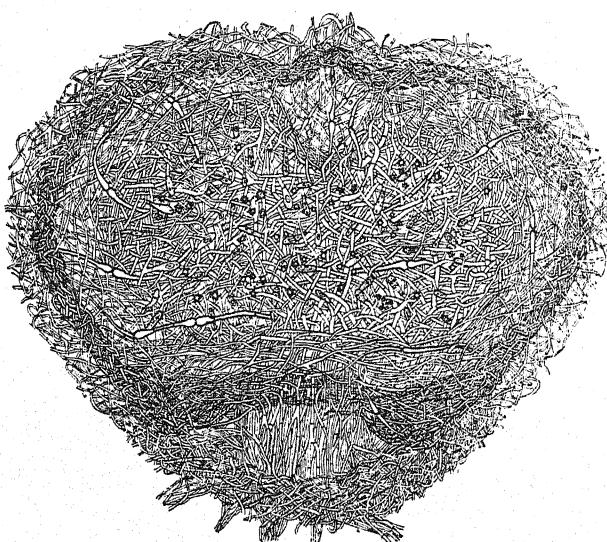


Fig. 174. *Tulostoma mammosum* [Michell] Fr. Junger Fruchtkörper im Längsschnitt. Außen die Mycelialperidie, die den ganzen Fruchtkörper umgreift, darunter die dichte Glebaperidie (ein Tramalbecher), im Innern die Gleba mit den Basidien, Sporen und Capillitienfasern; unten zwischen Mycelialperidie und Glebaperidie das vertikale Stielgeflecht, das sich später stark streckt. (Nach Greis.)

der herausgestülpten inneren Peridie trocknen bei Trockenheit. Auf diese Weise entsteht zwischen ihr und der Sporangiole eine starke Spannung, die schließlich zum plötzlichen Zerreissen des beide verbindenden Gewebes führt, wodurch die Sporangiole mit großer Kraft bis zu 85 cm Höhe abgeschossen wird (Greis 1935). Entsprechend diesem Abschleuderungsmechanismus erfolgt bei *Nidulariopsis* die Abschleuderung bei trockener, bei *Sphaerobolus* bei feuchter Witterung.

Die Peridien der übrigen *Sclerodermatinae* sind wesentlich einfacher gebaut als die der *Sphaerobolaceae*. Bei den *Sclerodermataceae* bildet sie eine einfache, dickere oder dünnere Schicht, die bei der Fruchtkörperreife brüchig wird und zerbröckelt. Bei *Tulostoma* ist die Peridie zweischichtig und besteht aus einer äußeren Mycelialperidie und einer inneren, bei der Reife durch einen Stiel in die Höhe gehobenen, papierartigen Tramalperidie, die als Becher ausgebildet wird und daher auch als Tramalbecher bezeichnet werden kann (Fig. 174). Die flockige Mycelialschicht zerfällt bei der Fruchtkörperreife am emporgehobenen Fruchtkörper (Tramalbecher), der sich am Scheitel mit einer vorgebildeten Mündung öffnet, weshalb es sich um einen Becher handeln muß. Der Stiel ist ein Abkömmling der Mycelialperidie. Bei *Nidulariopsis* ist die äußere Peridie ebenfalls eine Mycelialperidie (Fig. 175). Sie ist unten in einen kurzen, wurzel-

artigen Stiel verlängert. An ihrer Innenseite bildet sich ein Tramalbecher aus, die mittlere Peridie, die mit einem kurzen Stiel die innere Peridie durchbricht und sich dann zur Sporangienwand umbildet, so daß auch die Sporangienwand eine Tramalperidie ist. Bei der hierher gehörigen *Phleogena* (= *Pilacre*) ist die Fruchtkörperhülle eine Tramalperidie (Lohwag), die Gleba soll dem einfachen koralloiden Typ angehören (Lohwag), wobei ein koralloider Ast nur aus einer einzigen Tramahyphe bestünde (Fig. 176 A, B). Verwickelter ist die Wandung von *Calostoma* gebaut (Fig. 176 C, D). Außen um den Fruchtkörper zieht sich eine weiche Schicht von weißlicher Farbe, die beim reifen Fruchtkörper zerfällt, nach innen folgt eine becherartige knorpelige Schicht, die am Scheitel eine vorgebildete Mündung besitzt. Beide Schichten sind durch eine rotgefärbte Geflechtslage getrennt. Von der Mündung hängt die innere Schicht sack-

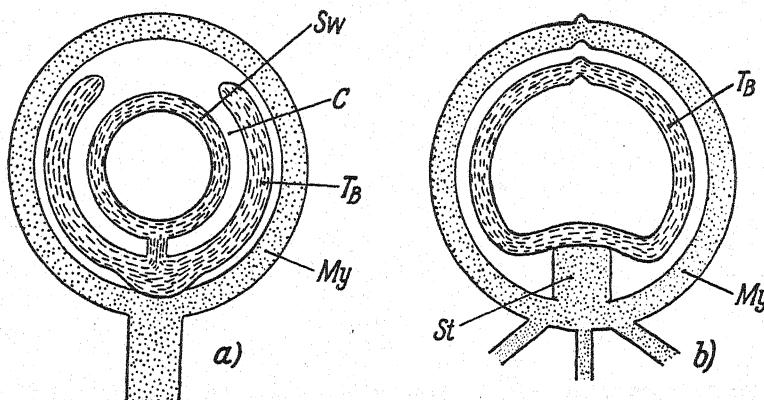


Fig. 175. Schematischer Aufbau der Fruchtkörper von *Nidulariopsis* (a) und *Tulostoma* (b). Die mit gleichen Symbolen bezeichneten Gewebe sind einander homolog. My Myzelialschicht, TB Tramalbecher, St Stiel, SW Sporangialwand (Glebwand). (Nach Greis.)

artig nach unten. Aus dem Fuße der knorpeligen Schicht wächst ein wurzelartiger Stiel hervor, der die äußere Schicht durchbricht und aus mehreren Strängen zusammengesetzt ist. Die Gleba ist ungekammert, die Basidien sind bis 12sporig. Die Gleba ist außerdem von Capillitiumfasern durchzogen. Zwischen Knorpelschicht und Sporensack befindet sich ein Übergangsgewebe. Den Sporensack bezeichnet Lohwag als Tramalbecher. *Astraeus* besitzt eine Exo- und eine Endoperidie. Die Exoperidie ist mehrschichtig und besteht aus einer äußersten, dünnen Schicht, innen folgt eine hornartige Collenchymschicht (nach Lohwag eine sterile Hymenialschicht); beide Schichten sind getrennt durch eine korkige, unregelmäßige Schicht. Die äußere Schicht betrachtet Lohwag als einen Becher. Die Endoperidie ist pappierartig (Tramalperidie nach Lohwag). Die Exoperidie reißt bei der Reife auf und legt die Endoperidie mit der Gleba frei (letztere nach Lohwag koralloid). Bei Trockenheit rollt sich die Exoperidie ein, bei Feuchtigkeit breitet sie sich aus. Die Basidien sind 4–8sporig.

Die *Nidulariaceae* kennzeichnen sich vorwiegend durch die Isolierung der Glebakkammern, die zu eigenartigen Peridiolen ausgebildet werden. Ihre Entwicklung ist relativ gut bekannt, da es gelungen ist, in künstlicher Kultur einige Vertreter heranzuziehen. Ihr Aufbau sei an der bestbekannten und morphologisch mannigfaltigsten Form, *Cyathus striatus* (Willd.) Pers., kurz dargestellt. Der jugendliche Fruchtkörper zeigt folgende Hüllentypen: außen ist er von Rindenschicht umgeben, unter der eine Pseudoparenchymschicht folgt, die an ihrer Innenseite in eine gallertige Schicht übergeht (Fig. 176 G). Die drei Schichten bilden die eigentliche Peridie. Im Zentrum des Fruchtkörpers entsteht die Gleba, die schon früh einzelne Peridiolen ausbildet. Die Peridiolen entstehen dadurch, daß um eine zentrale Partie sich Hyphen herumlegen (vielleicht anfangs erst becherförmig?). Von diesen Hyphen gehen Zweige ab, die das

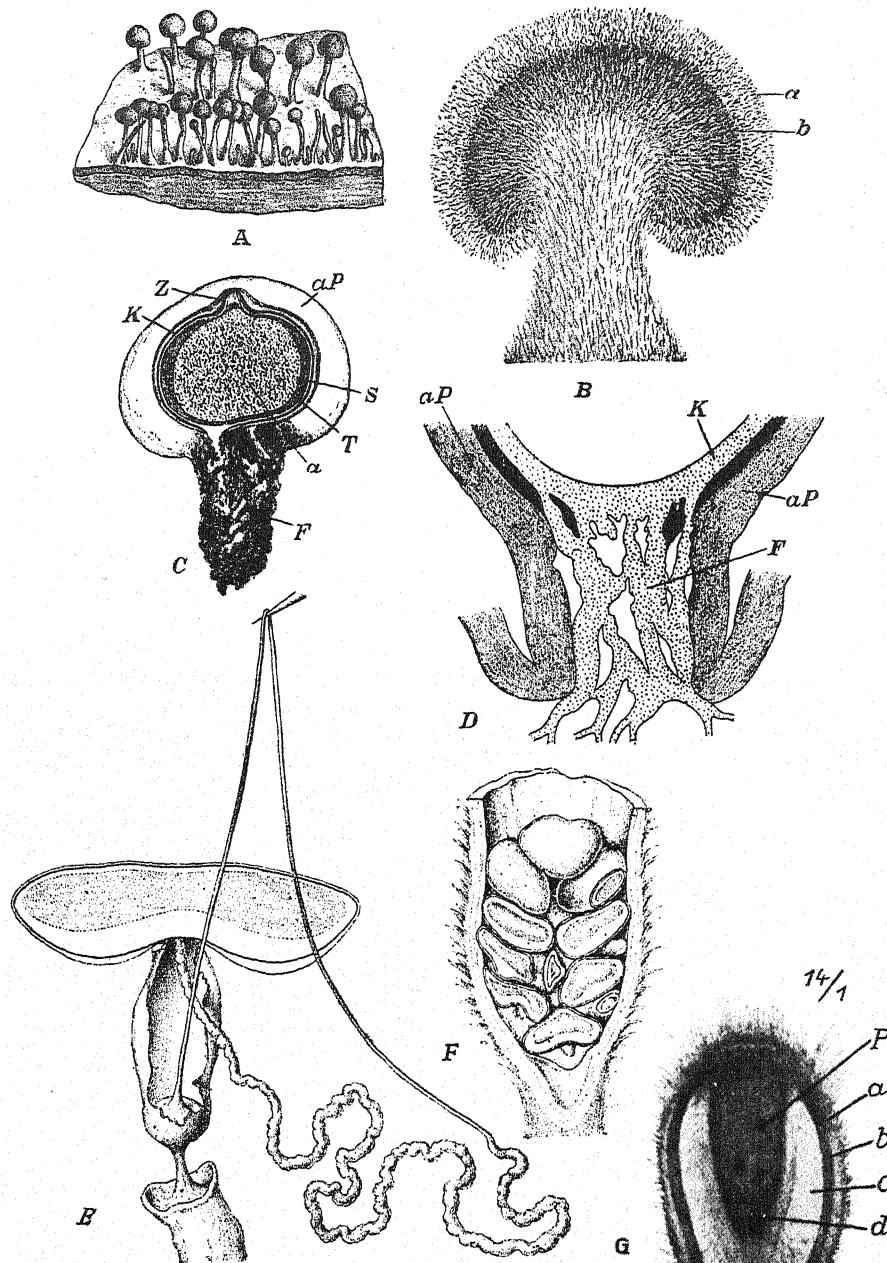


Fig. 176. *A* *Phleogena faginea* (Fr.) Weese. Fruchtkörper, Habitusbild, *B* desgl. im Längsschnitt (*a* Peridie, *b* Basidienzone). *C* *Calostoma lutescens* (Schwein.) Burnap. Junger Fruchtkörper im Längsschnitt (*aP* äußerste weiße Peridienschicht, *K* knorpelige Schicht, *Z* gezähnte Mündung, *S* innerste Peridienschicht, *T* Trennungsschicht zwischen Knorpel- und innerster Schicht, *a* Gleba, *F* Fuß). *D* *Calostoma cinnabarinum* (Desv.) Mass. Schematischer Längsschnitt durch die Basis eines jungen Fruchtkörpers; Symbole wie bei *C*. *E* *Cyathus striatus* (Willd.) Pers. Längsschnitt durch eine Peri-

Hymenium bilden, das aus Basidien und Paraphysen besteht (letztere sind wahrscheinlich nur sterile Hilfsorgane, sogenannte Pseudoparaphysen). Die Glebakammern erhalten allmählich eine aus mehreren Schichten bestehende Wandung. Außen befinden sich mehrere (bis vier) verschiedene Geflechtschichten, die meist braun gefärbt sind; die innerste Schicht ist knorpelig und aus dickwandigen Hyphen aufgebaut. Die Peridiolen sind linsenartig. Bei *Cyathus* (Fig. 176 E—G) und *Crucibulum* (Fig. 177 A) sind die Peridiolen an schnurartigen Gebilden befestigt, die an der Fruchtkörperperide entspringen (sogenannte Funiculi). Der Funiculus besteht aus parallelgelagerten Hyphen, die dem Glebagrundgeflecht entstammen, und wird bei *Cyathus* von einer scheidenartigen Hülle umgeben, die bei *Cyathus* persistiert, bei *Crucibulum* aber verquillt. Der Funiculus kann sehr lang werden und ist meist in der Scheide aufgerollt. Bei der Reife öffnet sich der Fruchtkörper becherförmig an einer vorgebildeten Gewebezone. Das Grundgewebe der Gleba zerfließt von unten nach oben fortschreitend. Der oberste Teil des Gewebes kann sich noch längere Zeit erhalten (sogenanntes Epiphragma). Die reife weiße äußere Hülle der Peridiolen nennt man auch Tunica. Bei den *Arachniaceae* sind die Peridiolen noch primitiv gebaut und die Wand setzt sich hauptsächlich aus den eng verflochtenen Basidien zusammen.

Die Fruchtkörper der *Lycoperdineae* leben größtenteils völlig epigaeisch, bei den *Gastraceae* erfolgt die erste Entwicklung wenigstens hypogaeisch. Die Fruchtkörper stehen meist einzeln; bei einigen Gattungen, so z. B. bei *Broomeia* (Fig. 177 B) sitzen die Fruchtkörper einem Stroma auf. Die Fruchtkörperwand besteht stets aus zwei Schichten, aus einer Exo- und einer Endoperidie (Fig. 177 C). Die Endoperidie lässt meist keine besonderen Differenzierungen erkennen, die Exoperidie ist häufig aus mehreren Schichten zusammengesetzt. Die einfachste Wandbildung zeigt *Lycoperdopsis*, wo die Fruchtkörperwand nur von einer pseudoparenchymatischen Rindenschicht überzogen ist. Bei den *Lycoperdaceae* ist die Endoperidie meist papierartig dünn und scharf von der pseudoparenchymatischen Exoperidie geschieden (Fig. 177 C). Letzterer sind vielfach Stacheln oder Warzen aufgelagert. Kompliziert ist die Peridienbildung bei den *Gastraceae* (Fig. 177 D). Bei *Geaster velutinus* (Cunningham 1927) besteht die Exoperidie aus drei Schichten: einer äußeren Mycelialschicht, einer mittleren Faserschicht und einer inneren fleischigen Schicht. Die Mycelialschicht ist palisadenartig, die Faserschicht besteht aus hauptsächlich radial angeordneten Hyphen und ist papierartig, die fleischige Schicht ist pseudoparenchymatisch, anfangs fleischig, später zusammengezrumpft. Die Endoperidie ist häufig und besitzt am Scheitel eine Öffnung. Bei der Reife löst sich die fleischige Schicht der Exoperidie von der Endoperidie los und die gesamte Exoperidie reißt am Scheitel sternförmig auf. Bei manchen Arten von *Geaster* lösen sich die Faserschicht und die fleischige Schicht auch von der Mycelialschicht los. Letztere bleibt im Boden als becherartiges Gebilde, die beiden anderen Schichten stülpen sich konvex nach oben über die Bodenoberfläche empor und tragen an ihrem Scheitel die innere Peridie mit der Gleba, die häufig mit einem Stiel ausgestattet ist. Die Tramaadern der Gleba entspringen einem mehr oder minder säulenartigen Gewebe, der Columella. Die Gleba ist koralloid. Die Endoperidie faßt Lohwag als eine Tramalperidie auf, die fleischige oder Pseudoparenchymschicht ist nach ihm eine sterile Hymenalperidie, aus der Tramalperidie (= Endoperidie) hervorgegangen, die Faserschicht ein Tramalbecher. In der Columella der *Geaster*-Arten entstehen frühzeitig Lücken, was dem lakunären Typ entspricht, während die späteren Glebakammern nur koralloid an der Oberfläche der Columella angelegt werden. Die Entwicklung von *Geaster* erfolgt daher anfangs lakunär, später koralloid. Außer den Basidien enthält die Gleba noch Capillitiumfasern, die an der inneren Seite der Endoperidie oder an der Columella entspringen. In der Gattung *Calvatia* erreichen die Fruchtkörper oft eine Größe von einem halben Meter im Durchmesser (*Calvatia gigantea* Lloyd).

Zu sehr komplizierten Gebilden steigen die Fruchtkörper der *Phallineae* auf (Fig. 178). Die ersten Entwicklungsstadien sind als sogenannte Hexeneier bekannt. Diese ent-

diele, Funiculus aus seiner Hülle mit einer Nadel herausgezogen; F desgl. Schnitt durch einen reifen Fruchtkörper mit den Peridiolen; G desgl. Längsschnitt durch einen jungen Fruchtkörper (a Rindenschicht der Peridie, b Pseudoparenchymschicht, c gallertige Schicht, d Glebaanlage mit Anfängen der Peridiolen P). (A, B nach Brefeld, C, D nach Ed. Fischer, E, F nach Tulasne, G nach Walker.)

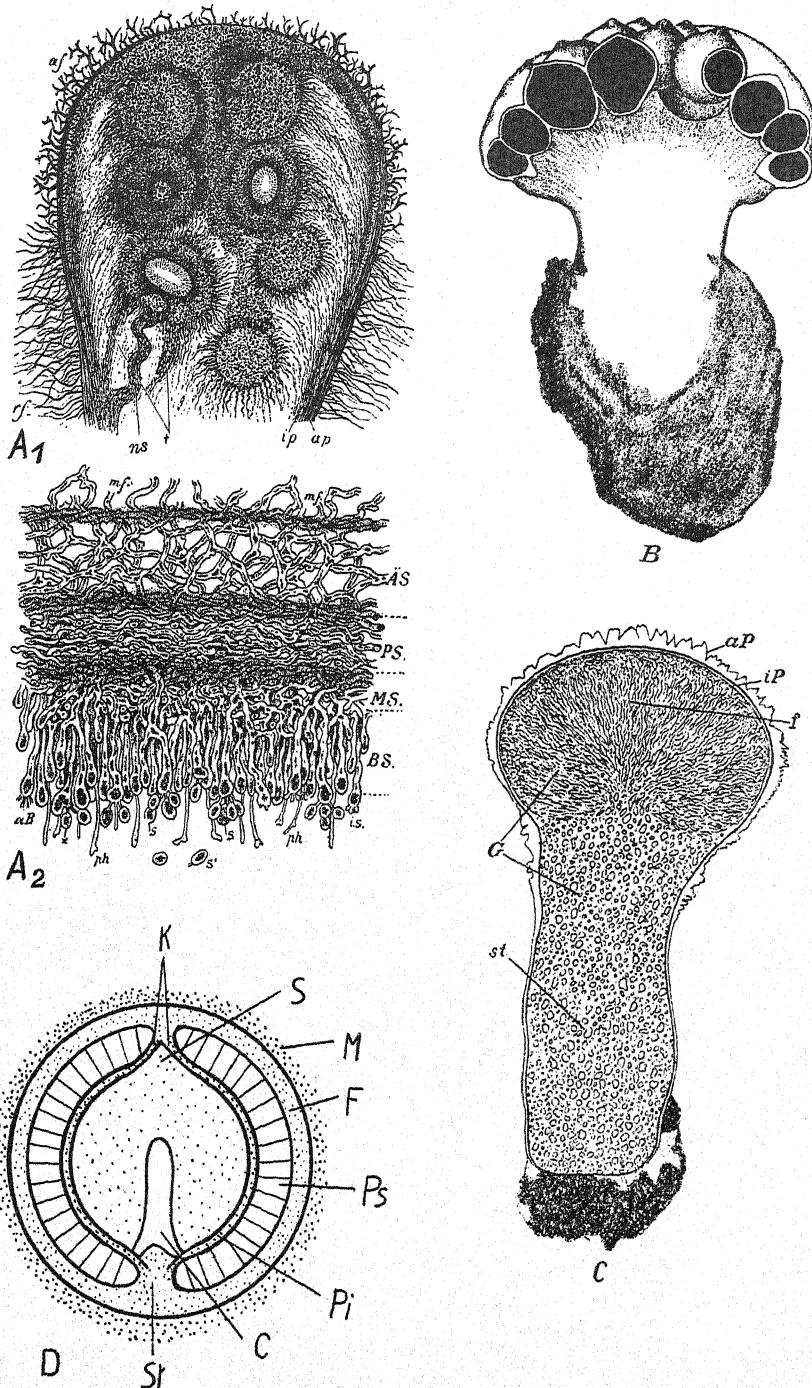


Fig. 177. *A*, *Crucibulum vulgare* Tul. Junger Fruchtkörper im Längsschnitt mit Peridiolen; *rf* äußere Hülle des Fruchtkörpers, *ap* innere Peridie, *ns* Funiculus und seine Hülle t). *A<sub>2</sub>*, Wand

springen meist ziemlich kräftigen Mycelsträngen, häufig am Ende solcher Stränge. Die „Eier“ zeigen außen eine dünne weiche Rinde, die innen in eine dicke Gallertschicht übergeht. Die Gallertschicht greift um den ganzen inneren Teil, mit Ausnahme der Basis, herum. Beide Schichten bilden zusammen die sogenannte Volva. Die Volva umschließt die Gleba und ein sogenanntes Receptaculum. Die Gleba gehört dem mehrhütigen Typ an. Die Hyphen, die die Tramaplatten aufbauen, besitzen gelatinöse Wandungen. Das Receptaculum, das besonders bei den *Clathraceae* sehr kunstvolle Maschengewebe bildet, zieht sich bei den *Clathraceae* (Fig. 179 A, B) zwischen Volva und Gleba hin; bei den *Phallaceae* durchzieht es die senkrechte Achse des Fruchtkörpers. Das Gerüst des Receptaculums besteht aus einem pseudoparenchymatischen Hyphengeflecht und dürfte als steriles Hymenialgeflecht aufzufassen sein. Die Wände des Receptaculums sind in der ersten Entwicklungszeit stark gefältelt. Bei der Reife strecken sich die Wände und so kommt es zur Streckung des Receptaculums. Bei den einzelnen Arten erfolgt diese Streckung verschieden rasch, so dauert sie z. B. bei *Mutinus caninus* (Hundsmorchel) 36 Stunden, bei *Blumenavia rhacodes* nur 1—2 Stunden (Ed. Fischer 1888, 1933). Durch die Streckung wird die Volva zerrissen und die Gleba in die Höhe gehoben. Gleichzeitig beginnt sich die Trama der Gleba in eine schleimige Masse aufzulösen, in der die Sporen meist als dunkelgrüne oder schwärzliche Masse eingelagert sind. Zahlreiche *Dipteren* und *Coleopteren* (verschiedene Aaskäfer) sorgen für die Verbreitung der Sporen, angelockt durch den süßlichen, oft widerlichen Geruch der Schleimmasse (*Phallus impudicus*, Stinkmorchel). Zwischen Gleba, Receptaculum und Volva befindet sich häufig noch ein besonderes Geflecht, das sogenannte Primordialgeflecht, das bei der Streckung des Receptaculums zerrissen wird und als Fetzen an ihm zu sehen ist.

Bei der Entwicklung der Fruchtkörper entspringen dem sogenannten Gallertgeflecht: die Gallertschicht der Volva, die Kammerwände der Gleba, das Füllgewebe der Receptaculumkammern und die Achse des Fruchtkörpers, während das Primordialgeflecht die Gewebe der Zwischenräume zwischen den genannten Bildungen liefert. Bei den *Clathraceae* entspringen dem axialen Gewebekomplex mehrere Äste, die sich unter der Volva zu hutförmigen oder schildförmigen Platten verbreitern. Von ihnen wird die sogenannte Volvagallertschicht gebildet, die daher eine Huttramagallerte darstellt (Lohwag). Von den plattenartigen Strängen, denen die Hüte aufsitzen, entspringen Wülste, die vom Hymenium überzogen werden. Die Wülste verzweigen sich und treten teilweise auch miteinander in Verbindung (koralloide Äste). Das Receptaculum entsteht an der Innenseite der „Hüte“ als ein hohlkugeliges Gitterwerk. Es kommt durch Umwandlung der Hymenialschicht der zusammenstoßenden Tramaenden in einen Pseudoparenchymzustand. Dieses Parenchym bildet die Kammerwände des Receptaculums; das von diesen Wänden umschlossene Gewebe wird gallertig und zerfließt, wodurch die Hohlräume der Kammerwände entstehen. Werden nur am Scheitel des axialen Gewebes Hüte angelegt, während um den unteren Teil des Axialgewebes Hyphengeflechte abgegeben werden, deren Hymenialschicht in ein Pseudoparenchym umgewandelt wird, so entsteht ein hohler Stiel mit gekammerten Wänden (z. B. *Aseroë*). Außerdem sind noch andere Bildungsweisen des Receptaculums möglich.

Die *Phallaceae* verwirklichen den einhütigen Typ. Über der unverzweigten axialen Gewebepartie bildet sich ein glockenförmiges Gallertgeflecht aus, das auf der Innenseite von einem dichteren Gewebe überzogen wird, von dem die Tramaplatten entspringen. Beide Gewebeschichten bilden den „Hut“ (Lohwag). Rings um den Stiel entsteht eine röhrenartige Wandung. Zwischen der Gleba und der Wandung zieht sich ein Primordialgeflecht hin, das Lohwag als homolog mit der *Amaniteen-Manschette*

einer Peridiole mit dem Hymenium (A S äußere Hüllschicht der Peridiole, PS Hölle der Peridiole, MS basidienbildende Schicht, BS Basidienschicht, aB alte Basidien, S Sporen, ph Paraphysen). B *Broomia congregata* Berk. Längsschnitt durch ein säulenartig gestieltes Stroma mit Fruchtkörpern, z. T. noch bedeckt. C *Lycoperdon perlatum* Pers. Längsschnitt durch einen Fruchtkörper (schematisiert; aP Exoperidium, iP Endoperidium, f fertiler, st steriler Teil der Gleba G). D *Geaster coronatus* (Schaeff.) Schröt. Schematischer Längsschnitt durch einen jungen Fruchtkörper (K spätere Öffnung des Fruchtkörpers, St Stiel, M Mycelialschicht, F Faserschicht, Ps Pseudoparenchym schicht, Pi innere Peridie, C Columella). (A nach Sachs, B nach Murray, C nach Rehsteiner, D nach Ed. Fischer; A—C aus Pfl.fam. 2. Aufl.)

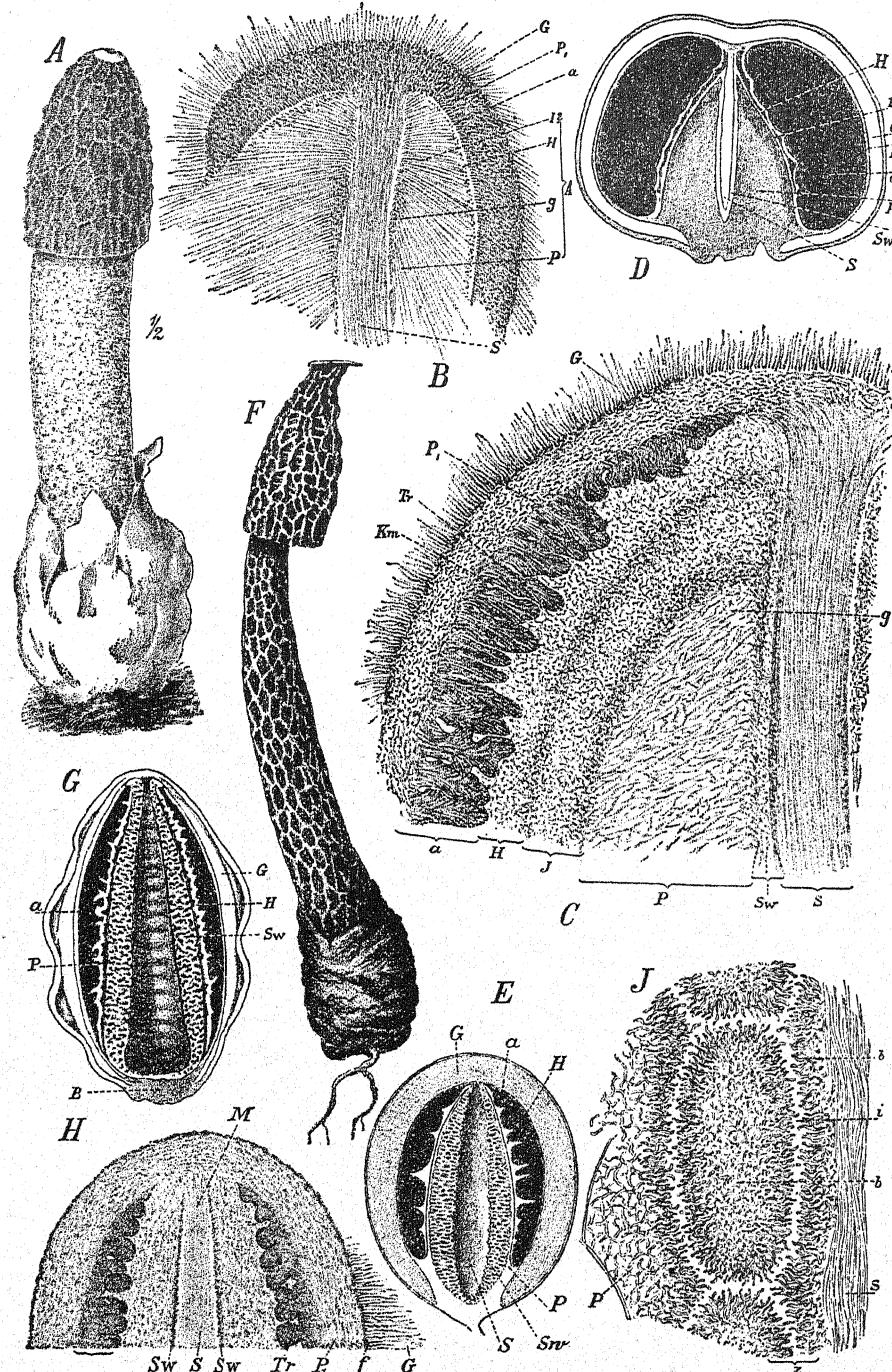


Fig. 178. *A-E* *Phallus impudicus* [L.] Pers. *A* Fertig entwickelter Fruchtkörper, *B* Längsschnitt durch jungen Fruchtkörper mit Glebaanlage (*a*), *C* älteres Stadium, *D* noch älteres Stadium, *E* fast

betrachtet, da von den Tramaplatten aus Hyphen in das Primordialgeflecht eindringen. Diese Hyphen aus der Trama bilden bei *Phallus* an der Innenseite der Gleba ein hutartiges Gebilde, den Hut des Receptaculums. Innerhalb dieses Hutes bildet sich bei *Dictyophora* noch ein hutartiges Geflecht, das Indusium, das bei dem reifen und gestreckten Fruchtkörper den Stiel als ein glockiges, zierliches Maschenwerk umgibt (weshalb der Pilz auch „Schleierda[m]e“ genannt wird).

Bei der letzten Unterreihe, den *Podaxineae*, finden wir einen so typischen einhütigen Fruchtkörpertyp, daß die beiden Familien, die *Secotiaceae* und *Podaxaceae*, schon bei den *Hymenomycetes* untergebracht wurden (z. B. Gäumann 1926). Bei den *Secotiaceae* findet sich neben angiomarker auch gymnomarker Fruchtkörperentwicklung (*Elasmomyces*, nach Bücholtz). In der Jugend besteht der Fruchtkörper der *Secotiaceae* aus einem stielartigen Gebilde, dessen Scheitel sich in einen Hut differenziert (Fig. 179 C—F). An der Innenseite des Hutes und an der oberen Seite des Stieles treten Wülste auf, die sich zur Gleba entwickeln. Der Hutrand kann entweder mit dem Stiel verwachsen oder nicht. *Secotium* entwickelt sich im Gegensatz zu *Elasmomyces* völlig angiomarker. Im jungen Fruchtkörper tritt eine ringförmige Höhlung auf, wodurch Stiel und Hut herausgeschnitten werden. In diese Höhle wachsen die Tramawülste ein und bilden die Gleba (Fig. 179 C). Die Glebakammerwände tragen ein Hymenium mit Basidien und bei *Elasmomyces* und *Secotium* auch Cystiden, die in den jungen Stadien vorhanden sein sollen. Manche *Secotium*-Arten besitzen lamellenartige Tramawülste, *Polyplodium* hat von oben nach unten verlaufende Röhren (Fig. 180 A). Die Trama zerfällt bei den *Secotiaceae* nicht, während sie bei den *Podaxaceae* pulverig zerfällt, wobei Capillitiumfasern in Erscheinung treten. Die Peridie der *Secotiaceae* kann sich an der unteren Ansatzstelle am Stiele loslösen oder etwas darüber zerreißen, so daß am Stielgrunde eine Volva übrigbleibt. Der Stiel der *Podaxaceae* ist knorpelig oder holzig und erstreckt sich als Columnella bis zum Hutscheitel (Fig. 180 B). Die hutartige Peridie ist anfangs an ihrem Grunde mit dem Stiel verwachsen, löst sich aber später hier ab, so daß der Fruchtkörper einem *Coprinus* ähnlich sieht. In der Jugend ist die Gleba gekammert, später zerfallen die Kammern pulverig. Die Wand der Capillitiumfasern zeigt manchmal eine eigenartige Spiralstruktur, so bei *Podaxis carcinomalis* ([L.] Pers.) Fr. Cystiden fehlen bei den *Podaxaceae*.

Soweit heute bekannt ist, haben die *Gastromycetes* den gleichen Kernphasenwechsel wie die *Hymenomycetes*. Neben monözischen Formen, wie z. B. *Nidulariopsis melanocarpa* Gr. (Greis 1935), gibt es auch diözische, so z. B. *Sphaerobolus stellatus* Tode (Lorenz 1933; nach Pillay 1923 soll der Pilz aber monözisch sein; ob es sich um Rassenverschiedenheiten oder um einen Irrtum handelt, muß dahingestellt bleiben). *Crucibulum vulgare* Tul. und *Cyathus striatus* [Willd.] Pers. sind diözisch und spalten nach dem „tetrapolaren“ Typ (Nils Fries 1936). Die Fruchtkörper entstehen auf dem tertiären Mycel. Bei der monözischen *Nidulariopsis* wird die Paarkernphase schon in der Basidiospore hergestellt, durch eine Kernteilung ohne nachfolgende Zellteilung.

## Anhang.

### 1. Die Fruchtkörper der „Fungi imperfecti“.

Anhangsweise sei noch auf die *Fungi imperfecti* hingewiesen. Diese große Gruppe von Pilzen ist sowohl in ihrer heutigen Umgrenzung eine völlig künstliche Zusammenhäufung von Pilzen als auch in biologischer und Entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht

reifer Fruchtkörper vor der Receptaculumstreckung (*G* Gallertschicht der Volva, *P<sub>1</sub>* die innen an diese grenzende Geflechtszone, *a* die Gleba bzw. ihre Anlage, *T<sub>r</sub>* Tramaplatten, *K<sub>m</sub>* Glebakammern, *A* Primordialgeflecht zwischen Stiel und Gleba, später differenziert in: *H* Hutanlage, *I* Indusiumanlage und *P* Primordialgeflecht; *Sv* die spätere Stielwand, *S* axiler Strang, später Geflecht der Stielachse). — *F—I Phallus tenuis* (Ed. Fisch.) O. K. *F* reifer Fruchtkörper, *G* junger Fruchtkörper vor der Receptaculumstreckung, *H* Längsschnitt durch den oberen Teil eines sehr jungen Fruchtkörpers, *I* Receptaculumkammer-Anlage (*G* Gallertschicht der Volva, *P<sub>1</sub>*, die innen an diese grenzende Geflechtszone, *a* Gleba, *T<sub>r</sub>* Anlage der Tramaplatten, *P* Primordialgeflecht zwischen Stiel und Gleba, an dessen äußerstem Teil an die Gleba angrenzend der Hut *H* entsteht, *S* Geflecht der Stielachse, *Sv* Anlage der Stielwand). (E nach De Bary, die übrigen nach Ed. Fischer; alles aus Pfl.fam. 2. Aufl.)

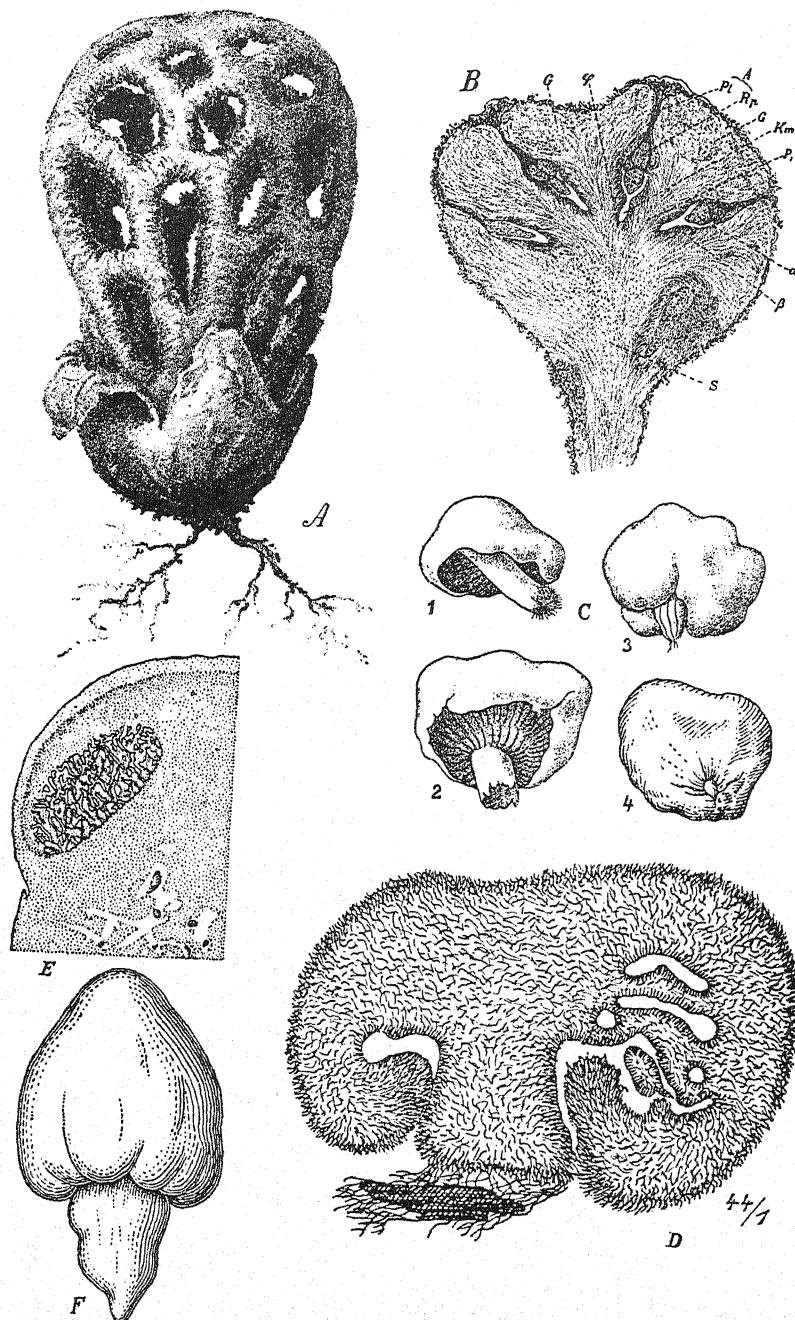


Fig. 179. *A* *Clathrus ruber* Pers. Fertiger Fruchtkörper. *B* desgl. Längsschnitt durch jungen Fruchtkörper (*S* axialer Strang, *β* erst angelegte Tramaplatten, *α* erst angelegte Receptaculumkammer, *P<sub>1</sub>* Zweige des axialen Stranges, *K<sub>m</sub>* Globakammern, *G* gallertige Platten der Volva, aus den Zweigen des

ein ganz künstliches Konglomerat von Nebenfruchtformen, insbesondere der *Ascomycetes*. Für viele Formen hat sich bereits der Nachweis erbringen lassen, daß es sich um Nebenfruchtformen von *Ascomycetes* handelt; so z. B. gehören manche als *Phoma*-Arten beschriebene Pycnidien zu *Pleospora*-Arten usw. Für viele Formen ist der Nachweis noch nicht gelungen, aber auch er wird im Laufe der Zeit zu bringen sein.

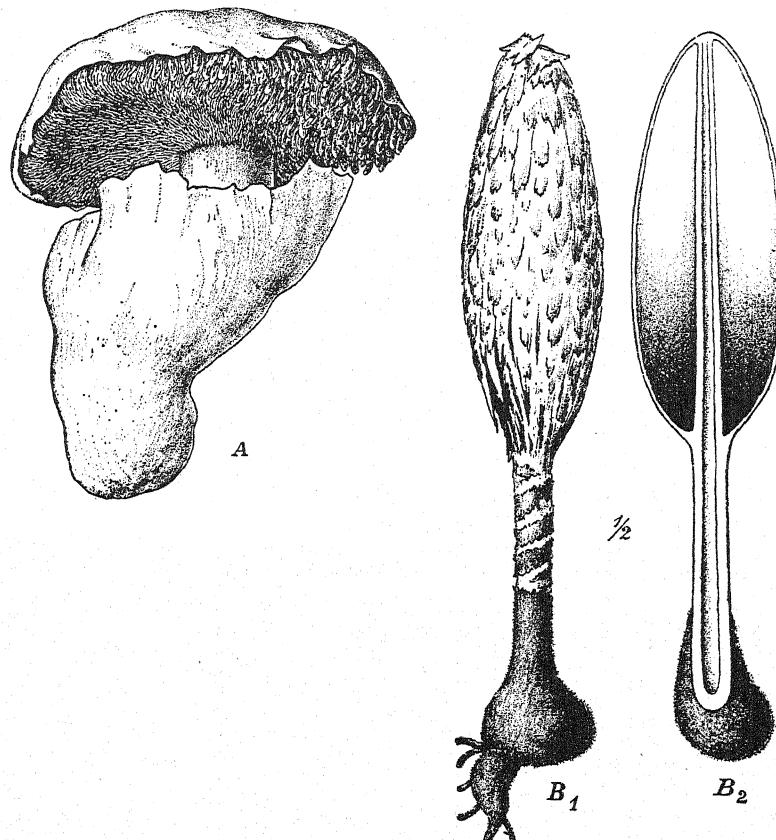


Fig. 180. A *Polyplodium inquinans* Berk. Fruchtkörper. B *Podaxis carcinomalis* ([L.] Pers.) Fr. Fruchtkörper von außen und im Längsschnitt. (A nach Berkeley, B nach Ed. Fischer & Schweinfurth.)

Hinsichtlich des Fruchtkörperbaues zeigt sich schon heute, daß grundsätzlich neue Bildungen bei den *Fungi imperfecti* nicht vorkommen, sondern daß die einzelnen Typen von Fruchtkörpern eine Wiederholung von Fruchtkörpertypen der *Ascomycetes* darstellen. So finden wir den stromatischen, den ascolokularen und den ascohymenialen Typ bei den *Fungi imperfecti*-Fruchtkörpern wieder und mit fortschreitender entwicklungsgeschichtlicher Erkenntnis werden sich die einzelnen Formen der *Imperfecti*-Fruchtkörper mit den einzelnen *Ascomyceten*-Fruchtkörpern identifizieren lassen.

axilen Stranges hervorgegangen, A Geflecht der Zwischenräume zwischen den Zweigen des axilen Stranges, dessen äußerer Teil sich zu den Geflechtsplatten *Pl* entwickelt, die die Volva durchsetzen, dessen innere Teile unter Beteiligung der Enden von Tramaplatten die Receptaculumäste *Rp* anlegen. C *Elasmomyces Mattioliianus* Cavara (1—3) und *El. kryukowensis* Bucholtz (4), Fruchtkörper; D *El. kryuk.*, Längsschnitt durch einen jungen Fruchtkörper. E *Secotium agaricoides* (Czern.) Hollós, Längsschnitt durch einen jungen Fruchtkörper. F desgl. Junger Fruchtkörper. (A, B nach Ed. Fischer, C 1—3 nach Cavara, C 4 nach Bucholtz, D nach Conard, E nach Hollós; alles aus Pfl.fam. 2. Aufl.)

Nach der Gestalt der Fruchtkörper hat man die *Fungi imperfecti* in ein System gebracht, und man unterscheidet solche, bei denen die Konidien in peritheciensartigen Gehäusen, in den Pycnidien, erzeugt werden (*Sphaeropsidales*), von denen mit stromatischen, lagerartigen Fruchtkörpern (*Melanconiales*), und von denen, deren Konidien völlig oberflächlich und einzeln oder in Büscheln (Koremien) entstehen (*Hypocreales*). Innerhalb dieser großen Reihen ordnet man die Fülle der Formen nach

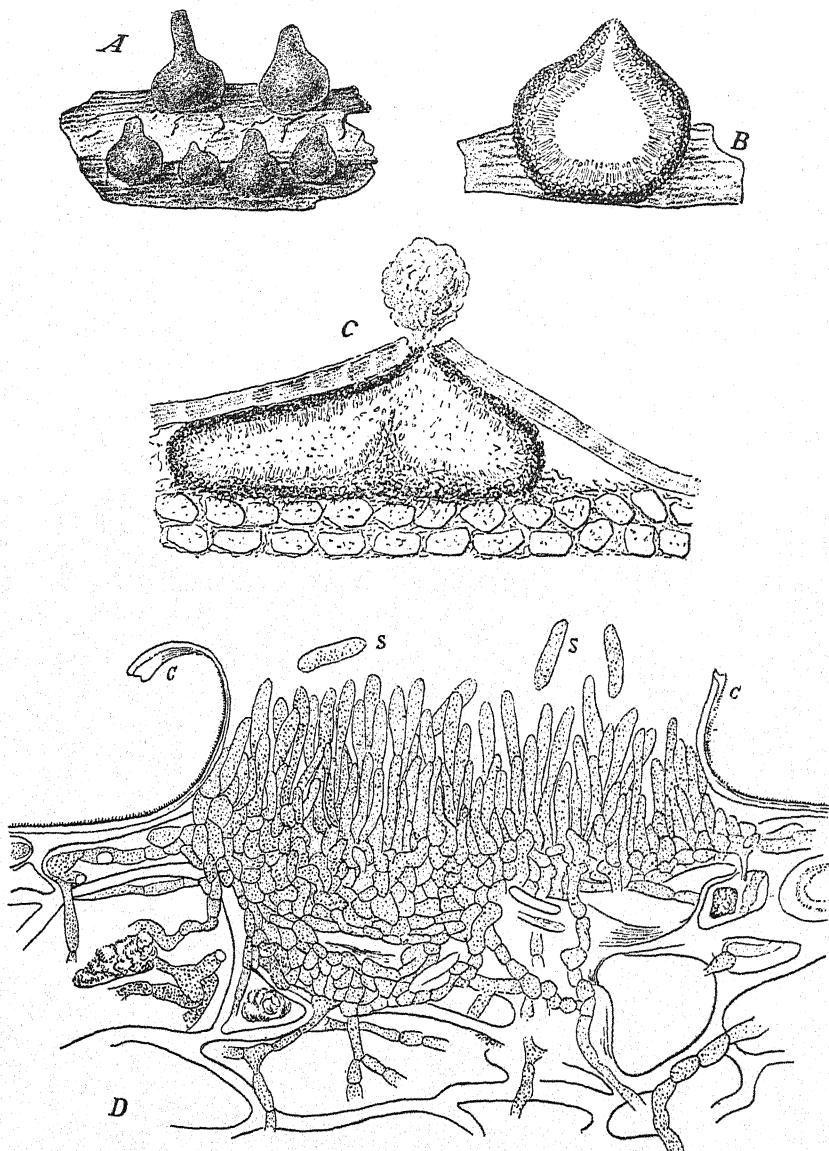


Fig. 181. A *Sphaeropsis tobacina* Berl., Pycnidien. B *Sphaeropsis Mori* Berl., Pycnidie im Längsschnitt. C *Diplodina Castaneae* Prill. et Delacr., Pycnidie im Längsschnitt. D *Gloeosporium Lindemuthianum* Sacc. et Magn., Längsschnitt durch Konidienlager. (A und B nach Saccardo, C nach Delacroix, D nach Frank; alles aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

ihrer Konidienbeschaffenheit an, so z. B. als Amerosporae (einzellige Konidien), Didymosporae (zweizellige Konidien), Phragmosporae (mehrzellige Konidien) usw., wobei bei den einzelnen Konidienformen wieder nach ihrer Farbe unterschieden wird, so z. B. die Hyalosporae (ungefärbte Konidien), Phaeosporae (gefärbte Konidien), und man dementsprechend in Hyalospora (farblose einzellige Konidien), Hyalodidymae (farblose zweizellige Konidien) usw. untergliedert. Daraus geht schon das Künstliche der Gliederung der großen Gruppe von Pilzen hervor, die lediglich einen systematischen Wert für das leichte Bestimmen einer *Imperfecten*-Form besitzt.

Die Eingliederung der einzelnen Formen ist nicht immer leicht, da häufig bestimmte Formen während ihrer Individualentwicklung verschiedene Stadien durchlaufen, die je nach dem Alter oder den

Ernährungsbedingungen hierhin oder dorthin gezogen werden können. Da außerdem viele von ihnen parasitisch leben, so ist ihre Plastizität noch größer und die Ausbildung ihrer Fruchtkörper hängt u. a. auch von der Anfälligkeit oder Widerstandsfähigkeit der Wirtspflanzen ab. So bleiben auf widerstandsfähigen Wirtspflanzen die Pilze vielfach in ihrer Entwicklung stecken, so daß eine Eingliederung nach Einzel- oder Herbarbeaufenden sehr unsicher wird. Andere Formen wiederum sind sehr pleomorph und entwickeln beispielsweise in der Jugend Konidien auf einem leichten Hyphenlager; später, unter dem Einfluß der veränderten Ernährungsweise, bilden ihre Konidienträger säulenartige Verbände, sogenannte Koremien. Bekannt ist dies beispielsweise von vielen *Penicillium*-Arten, die auf normalem Substrat dünne Mycelgewebe oder derbe Lager ausbilden, auf hochkonzentrierten Nährböden, so auf stark zuckerhaltigen Medien (Gelee, Marmelade usw.), zur Koremiumbildung schreiten. Man würde daher auf dem einen Substrat den Pilz zu den *Mucedineae* (Konidienträger einzeln stehend), im anderen Falle zur Familie der *Stilbaceae* (Konidienträger zu Koremien verbunden) stellen müssen.

Saccardo gliedert in erster Linie nach den Konidienformen. Andere versuchten nach der Anordnung der Konidienlager eine Gliederung vorzunehmen und unterschieden *Hyphales* mit frei stehenden Konidienträgern, *Coremiales* mit zu Koremien verbundenen Konidienträgern, *Acervulales* mit auf stromatischen Geweben stehenden Konidienträgern, *Pseudopycnidiales* mit den Konidienträgern in Pseudopycnidien. Zerfallen die

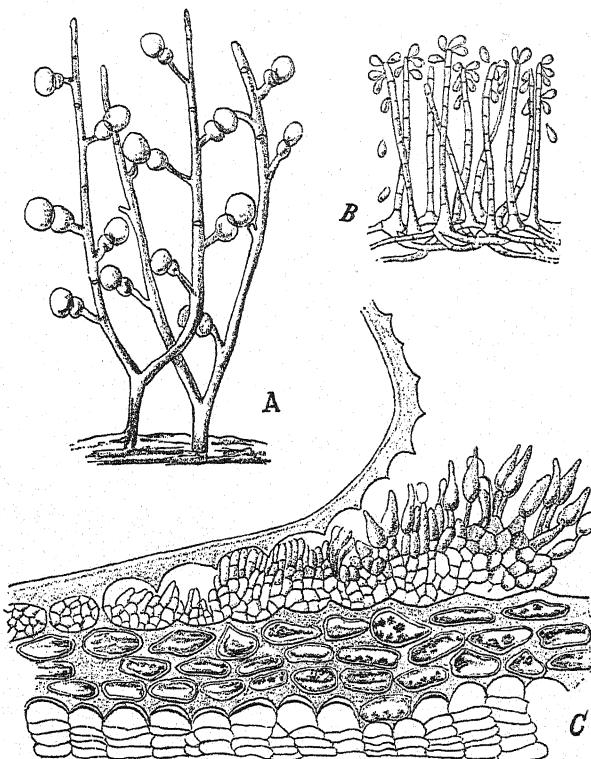


Fig. 182. A *Mycogone rosea* Link, Mycel mit Konidienträgern. B *Rhinotrichum repens* Preuss, Konidienträger. C *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fuck., Schnitt durch ein Konidienlager. (A nach Saccardo, B nach Preuss, C nach Sorauer; alles aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

Einfluß der veränderten Ernährungsweise, bilden ihre Konidienträger säulenartige Verbände, sogenannte Koremien. Bekannt ist dies beispielsweise von vielen *Penicillium*-Arten, die auf normalem Substrat dünne Mycelgewebe oder derbe Lager ausbilden, auf hochkonzentrierten Nährböden, so auf stark zuckerhaltigen Medien (Gelee, Marmelade usw.), zur Koremiumbildung schreiten. Man würde daher auf dem einen Substrat den Pilz zu den *Mucedineae* (Konidienträger einzeln stehend), im anderen Falle zur Familie der *Stilbaceae* (Konidienträger zu Koremien verbunden) stellen müssen.

Saccardo gliedert in erster Linie nach den Konidienformen. Andere versuchten nach der Anordnung der Konidienlager eine Gliederung vorzunehmen und unterschieden *Hyphales* mit frei stehenden Konidienträgern, *Coremiales* mit zu Koremien verbundenen Konidienträgern, *Acervulales* mit auf stromatischen Geweben stehenden Konidienträgern, *Pseudopycnidiales* mit den Konidienträgern in Pseudopycnidien. Zerfallen die

Pycnidien bei der Reife, wie bei den *Plectascales* die Perithecien, so unterschied man diese Formen als *Leptostromatales* von den Formen mit apothecienähnlichen Fruchtkörpern, den sogenannten *Excipulales*; sind echte Pycnidien mit Rinde vorhanden, so ordnete man die Formen in die *Pycnidiales* ein (Potebnia 1909).

Lindau (in E. P. 1. Aufl.) unterscheidet die *Sphaeropsidales* mit pycnidien- oder lagerartigen Fruchtständen (Fig. 181A, B) von den *Melanconiales* mit lagerartigen Gehäusen (Fig. 181C, D), die nicht die Organisationshöhe der Pycnidien erreichen, und die *Hyphomycetes* mit einzeln stehenden (Fig. 182), oder zu Koremien angeordneten (vgl. Fig. 38) oder zu offenen Lagern zusammengeordneten Konidienträgern. Bei den *Sphaeropsidales* untergliedert Lindau nach der Konsistenz und Farbe der Gehäuse in *Sphaerioidaceae* (schwarze Pycnidien), *Nectrioidaceae* (mit hellgefärbenen Pycnidien), *Leptostromataceae* (mit halbierten, mündungslosen oder hysterothecienartigen Pycnidien) und *Excipulaceae* (mit schüssel- oder topfförmigen, anfänglich fast geschlossenen, später weit geöffneten Gehäusen). Die *Hyphomycetes* unterteilt er in *Mucedinaceae* (mit ungefärbten oder hellgefärbenen vegetativen Hyphen, Konidienträgern und Kondien), *Dematiaceae* (mit dunkelgefärbenen vegetativen Hyphen, Konidienträgern und Kondien), *Stilbaceae* (mit zu Koremien verbundenen Konidienträgern) und *Tuberulariaceae* (mit lagerartigen Konidienträgerpolstern, die noch einem Stroma aufsitzen können).

Das Saccardo-Lindausche System hat unter den künstlichen Systemen den größten praktischen Wert, da es die Bestimmung sehr leicht gestaltet und so den praktischen Bedürfnissen gerecht wird. Von einem natürlichen System kann heute noch bei keinem der zahlreichen Systeme der *Fungi imperfecti* die Rede sein. Es dürfte auch in Zukunft kaum aussichtsreich sein, ein natürliches System zu finden, sondern die *Fungi imperfecti* werden mit fortschreitender Entwicklungsgeschichtlicher Erkenntnis immer mehr zusammenschrumpfen und bei den zugehörigen Hauptfruchtformen ihren Unterschlupf finden, damit zugleich eine wertvolle Bereicherung des natürlichen Systems der Hauptfruchtformen darstellen und in manchen Hinsicht dazu beitragen, das natürliche System der Hauptfruchtformen besser auszustalten. Versucht man innerhalb der *Fungi imperfecti* eine natürliche Gliederung zu erreichen, so ist besonders bei den Pycnidien besitzenden Formen der ascolokulare und ascohymeniale Typ zu berücksichtigen, da sich zeigte, daß dieses Bauprinzip auch hier Geltung hat (Nannfeldt 1932). Im übrigen wird man weiterhin das künstliche System nach Saccardo-Lindau für praktische Zwecke verwenden und weiterhin nach den Zusammenhängen zwischen den Hauptfrucht- und Nebenfruchtformen forschen müssen, um so das künstliche Konglomerat der *Fungi imperfecti* auf ein Mindestmaß zurückzuführen.

## 2. Die Fruchtkörper der Laboulbeniales.

Anhangsweise sei auch auf die *Laboulbeniales* eingegangen, die schon unter der Fortpflanzung anhangsweise behandelt wurden. Als eine Art *Ascomyces* lassen sich diese Pilze auffassen, wenn man die Sporenbildung betrachtet, doch müssen sie im übrigen eher als Fremdkörper unter den *Ascomyces* annehmen. Sie haben mit den Pilzen nur gemein, daß sie chlorophyllos sind und parasitisch leben; im übrigen zeigen sie viel mehr Ähnlichkeiten mit den *Rhodophyceae* und leiten sich mit größter Wahrscheinlichkeit auch von ihnen ab. Die Ascosporenbildung der *Laboulbeniales* hat viele gemeinsame Züge mit der Karposporenbildung der *Rotalgen*, und die Asci könnte man als weiterentwickelte *Gonimoblaste* auffassen, das sind sporogene Fäden. Ein wesentlicher Zug der *Laboulbeniales* ist, daß ascogene Hyphen vollkommen fehlen, die für die *Euascomyces* typisch sind. Bei den niederen *Ascomyces*, bei denen die ascogenen Hyphen auch fehlen, finden wir wiederum keine so hochentwickelten Fruchtkörper, wie dies bei den *Laboulbeniales* der Fall ist. Es scheint nach unseren derzeitigen Kenntnissen gerechtfertigter, die *Laboulbeniales* als Abkömmlinge der *Rhodophyceae* zu betrachten, womit aber ihre Stellung bei den *Ascomyces* aufgegeben werden muß. Bei der Besprechung der Fortpflanzung wurde diese Gruppe der Lebewesen aber noch mit behandelt, da sie bis in die jüngste Zeit unter den *Ascomyces* oder als Anhang zu diesen geführt wurde. Der vegetative Teil der *Laboulbeniales* wird als Recepta-

culum bezeichnet und trägt die peritheciähnlichen Gebilde (Fig. 183). Eine der Zellen der keimenden Ascospore bildet sich durch wiederholte Teilungen in das weibliche Organ und in das „Perithecium“ um. Wegen der peritheciarten Gestalt wurden die *Laboulbeniales* als reduzierte oder abgeleitete *Pyrenomycetes* betrachtet, zumal die Vorgänge bei der „Ascosporen“-Entwicklung sehr jenen der *Ascomycetes* ähneln. Die „Perithecien“ stehen häufig auf sogenannten Stielzellen und sind vielfach von eigenartigen Fäden umgeben, den sogenannten Appendices, die unter Umständen ihrerseits zur Konidienabschnürung übergehen können. Die „Ascogone“ der *Laboulbeniales* dürften eher den Karpogonen der *Rhodophyceae* als den Ascogonen der *Ascomycetes* entsprechen, ebenso die endogen entstehenden männlichen Fortpflanzungszellen eher männlichen Akineten (Spermatien) der *Rhodophyceae* als den Endokonidien mancher *Sphaeriales* (z. B. *Neurospora*, *Bombardia* usw.). Mit diesen Andeutungen wollen wir uns hier begnügen und die *Laboulbeniales* nicht mit den *Ascomycetes*, sondern mit *Rhodophyceae* in Zusammenhang bringen, sie also aus der Klasse der *Fungi* ausschließen.

#### IV. Phylogenie.

##### Zitierte Literatur.

- a. Verwandtschaftl. Beziehungen. Atkinson, G. F., Phylogeny and relationships in the *Ascomycetes*, in Ann. Miss. Bot. Gard. 2, 1915. — De Bary, A., Über die Fruchtentwicklung der Ascomyceten, Leipzig 1863; Untersuchungen über die Peronosporinen und Saprolegniene und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze, Beitr. z. Morphol. und Physiol. d. Pilze 4, 1881. — Burgeff, H. 1915, s. Sex. d. *Phycomycetes*. — Dangeard, P. A., Recherches sur le développement du perithèce chez les Ascomycètes, in Le Botaniste 10, 1907. — Dengler, I., s. unter Sex. der *Ascomycetes*. — Dodge, B. O., The morphological relationships of the *Florideae* and the *Ascomycetes*, in Bull. Torr. Bot. Club. 41, 1914. — Fink, Br., The *Ascomycetes* of Ohio, in State Univ. Bull. 19, 1915. — Gäumann, E. 1926, s. I. Teil unter Allgemeines; 1940, s. unter Sex. d. *Ascomycetes*. — Greis, H. 1936, 1938, 1939, 1940, 1941, s. unter Sex. d. *Ascomycetes*. — Greis, H. u. Greis-Dengler, I., s. unter Sex. d. *Ascomycetes*. — Guilliermond, A., Recherches sur quelques Ascomycètes inférieurs isolés de la stigmatomycose des graines de cotonnier; Essai sur la phylogénie des Ascomycètes, in Revue gén. de Bot. 40, 1928. — Harder, R., s. unter Sex. der *Oomycetes*. — v. Höhnel, Fr., Fragmente z. Mykologie VI, in Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. 1, 118, 1909; System der *Phacidiales*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 35, 1917; Mykol. Fragmente, in Ann. Mycologici 16, 1918. — Janchen, E., Die Stellung der Uredineen und Ustilagineen im System der Pilze, in Österr. Bot. Ztschr. 72, 1923. — Juel, H. O., s. unter Sex. d. *Basidiomycetes*. — Killermann, S., *Eubasidii* in E. P. 2. Aufl. Bd. 6, 1928; Pilze aus Bayern I—VII, Basidiomyceten, in Denkschr. Bayer. Bot. Ges. in Regensburg 15—21, 1922—1940, 778 S. m. zahlr. Tafeln. — Lindau, G., in E. P. 1. Aufl. Bd. I, 1 und I, 1\*\*; unter Fruchtkörper. — Lohwag, H., Entwicklungsgeschichte u. system. Stellung v. *Secotium agaricoides*, in Österr. Bot. Ztschr. 73, 1924. — Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Jena 1907. — Mez, C., Versuch einer Stammesgeschichte des Pilzreiches, in

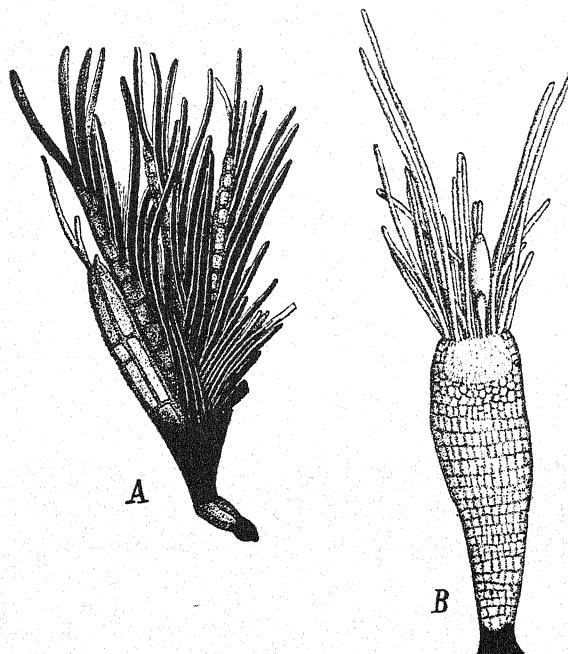


Fig. 183. A *Corethromyces Cryptobii* Thaxter. Junge Pflanze. B *Zodiomyces vorticellarius* Thaxter. Junge Pflanze im optischen Längsschnitt. (Nach Thaxter; aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

Schr. Königsberger Gelehr. Ges. Nat. Kl. 6. 1, 1929. — Nannfeldt, J. A., s. unter Fruchtkörper. — Petrak, F., Mykol. Notizen I—V, in Ann. Mycologici 17—21, 1919—23; Kritisch-system. Originalunters. über Pyrenomyceten, Sphaeropsidén u. Melanconieen, ebenda 34, 1936. — Saccardo, s. unter Fruchtkörper. — Sachs, J., Geschichte d. Botanik, München 1875. — Theissen, F. u. Sydow, H., Synoptische Tafeln, in Ann. Mycologici 15, 1917. — Varitchak, s. unter Sex. d. *Ascomyces*. — Vuillemin, P., Les champignons, Paris 1912. — Wettstein, Fr. v., Das Vorkommen v. Chitin und seine Verwertung als syst. phylog. Merkmal, in Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-natur. Kl. Abt. 1. 130, 1921. — Wettstein, R., Handb. syst. Botanik, 4. Aufl. Leipzig und Wien 1933. — Zickler, H., s. unter Sex. d. *Ascomyces*.

b. Pilze aus früh. Erdperioden. Dietel in E. P. 2. Aufl. 6, 1928. — Hirmer, M., Handbuch d. Palaeobotanik, Bd. I, München 1927. — Jaczewski, A. v., Zur Phylogenie d. Pilze, in Phytopath. Ztschr. 1, 1929. — Killermann, S., Diluviale Pilzreste v. Ehringsdorf, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 56, 1939. — Zimmermann, W., Die Phylogenie d. Pflanzen, Jena 1930.

### 1. Verwandtschaftliche Beziehungen der Eumycetes. (Schema S. 312—313.)

Nachdem wir in den vorigen Teilen die anatomischen, sexualphysiologischen und morphologischen Tatsachen kennengelernt haben, wollen wir die verwandtschaftlichen Verhältnisse der *Eumycetes* einer näheren Betrachtung unterziehen. Es sei gleich im Anfange betont, daß wir heute noch weit davon entfernt sind, die verwandtschaftlichen Beziehungen befriedigend zu erkennen. Man darf daher das im folgenden gegebene Schema auch nicht als eine apodiktische „Abstammungstafel“ auffassen, sondern nur als den Versuch werten, die heute einigermaßen klar erkennbaren (vielfach noch mutmaßlichen) Verwandtschaftsbeziehungen aufzuzeigen. Ein Blick auf die zahlreichen Versuche zeigt, daß die Auffassungen mehr denn je auseinandergehen. In vieler Hinsicht bahnen sich neue Erkenntnisse an; manche Fragen gehen ihrer Klärung entgegen, andere harren noch einer gründlichen Durcharbeitung. Immerhin sind besonders hinsichtlich der *Ascomyces* wertvolle Ergebnisse gewonnen worden, die wir besonders den gründlichen Untersuchungen von Nannfeldt (1932 ff.) verdanken. Auch die *Gastromyces* sind weitgehend geklärt. Noch unsicher sind die Erkenntnisse bei den *Phycomyces* und den *Protascomyces*. Die Gruppen der *Archimycetes*, *Myxomycetes* und *Laboulbeniales*, die bisher bei den Pilzen mitgeschleppt wurden, dürfen vollkommen ausscheiden. So verbleiben als große Stämme die *Phycomyces*, *Oomycetes*, *Protascomyces*, *Eurascomyces* und *Basidiomycetes*. Die *Fungi imperfecti* fallen, da sie Nebenfruchtformen von *Ascomyces* (in wenigen unsicheren Fällen auch der *Basidiomycetes*) sind, als selbständige Gruppen ebenfalls fort, und ihre Zahl wird mit fortschreitenden Entwicklungsgeschichtlichen Kenntnissen immer mehr abnehmen. Im übrigen wird man sie für die praktischen Zwecke einer leichten Bestimmbarkeit als eine künstliche Gruppe im Sinne Saccardo-Lindau belassen. Die *Archimycetes* sind teils parasitisch gewordene *Myxomycetes*, teils wohl auch parasitisch gewordene *Flagellatae*. Die *Myxomycetes* ihrerseits führen auf heterotroph gewordene *Flagellatae* zurück. Die *Laboulbeniales* zeigen zwar in der Sporenbildung Parallelen zu den *Ascomyces*, doch dürfen sie besonders hinsichtlich ihrer Fortpflanzung sich leichter von den *Rhodophyceae* ableiten lassen als von *Pyrenomycetes*, so daß sie aus den *Eumycetes* ebenfalls auszuscheiden und bestenfalls als eine Konvergenserscheinung zu diesen aufzufassen sind. Neuerdings schaltet sie auch Gäumann (1940), so weit aus seiner Darstellung ersichtlich ist (sie fehlen in seinem Referat über die *Ascomyces* ganz), aus den *Ascomyces* aus. Auch Nannfeldt (1932) führt sie nicht mehr bei den *Ascomyces* und hält sie für Abkömmlinge der *Florideae*.

Was die Abstammung der *Eumycetes* betrifft, so sind wir über Vermutungen noch nicht hinausgekommen. Doch dürfte es sehr wahrscheinlich sein, daß ihre Abstammung nicht als monophyletisch angenommen werden kann, sondern daß es sich um recht heterogene Typen handeln dürfte, die teils aus *Monadophyta*, teils aus den *Euthallophyta-Chlorophyceae* sich entwickelt haben. Wenn man außerdem sich noch vergegenwärtigt, daß auch die *Chlorophyceae* keine einheitliche phylogenetische Gruppe darstellen, so wird das Bild noch komplizierter. Für die Abstammung der *Eumycetes* ist wichtig, daß sich sowohl unter den *Monadophyta* heterotrophe Formen finden wie unter den *Protococcales*, und daß auch apochlorotische *Volvocales* bekannt sind (*Poly-*

toma). Auch unter den *Ulotrichales* und *Siphonales* finden wir Formen, die sich durch ihre Heterotrophie von den „Algen“ zu entfernen beginnen. Ferner finden wir bei den *Chytridiales* unter den *Phycomycetes* zahlreiche Anklänge an die *Monoblastophyta*, und die *Monoblepharidinae* sind manchen *Chlorophyceae* sehr ähnlich und man kann sie als chlorophyllos gewordene *Chlorophyceae* auffassen. Wenn wir heute die *Phycomycetes* an die Algen anschließen, so ist damit ihre wirkliche Herkunft nicht geklärt, und man darf nicht glauben, daß sich die heutigen *Phycomycetes* von den heutigen Algen ableiten lassen. Immerhin zeigen die *Phycomycetes* so viele gemeinsame Charakterzüge mit den genannten Algengruppen, daß es gerechtfertigt erscheint, die *Phycomycetes* an die Basis der *Eumycetes* zu stellen. So viel scheint heute sicher, daß die Entstehung der *Phycomycetes* nicht als monophyletische anzusehen ist (Gäumann 1927 nimmt eine monophyletische Abstammung der *Eumycetes* aus den *Chlorophyceae* an), sondern als polyphyletische (wie dies auch v. Wettstein 1933 annimmt).

Sicher ist die Zugehörigkeit der *Chytridiales* und der *Zygomycetes* zu den *Phycomycetes*. Unklar ist noch die Stellung und Abstammung der *Monoblepharidinae* und *Oomycetinae*, die wir in die Gruppe der *Oomycetes* zusammengeschlossen haben, wobei es sich aber nur um eine provisorische Gruppe handelt (vgl. Harder). Ob sie sich aus Formen vom *Chytridiales*-Typ entwickelt haben oder sich unmittelbar aus *Chlorophyceae* ableiten, muß heute dahingestellt bleiben. Unsicher ist auch die Stellung der *Blastocladiaceae*, die teils als eine Familie der *Monoblepharidinae* betrachtet werden (v. Wettstein 1933), wie dies auch hier geschehen ist, teils aber als eigene Reihe aufgefaßt werden (Harder 1940). Daß sie zu den *Oomycetes* im weiteren Sinne gehören, steht außer Frage; strittig ist nur, ob man ihnen den Charakter einer eigenen Reihe oder ihnen lediglich Familiencharakter zugestehen will. Das gleiche gilt für die *Monoblepharidinae* selbst, die hier als Unterreihe aufgefaßt werden, denen aber Gäumann nur Familiencharakter zugesteht. So umfassen die *Phycomycetes* die drei Reihen der *Chytridiales*, *Oomycetes* und *Phycomycetes* (vgl. Schema S. 312—313).

Da wir bei den *Phycomycetes*, außer bei den höchsten *Zygomycetes*, keine Fruchtkörper für die systematische Gliederung besitzen, so sind wir gezwungen, die geschlechtliche Fortpflanzung als Klassifikationsmerkmal zu verwenden. Die *Chytridiales* zeichnen sich durch ihren unentwickelten Vegetationskörper sowie durch ihre Gametogamie aus, die aber bei den höchsten Formen schon in Gametangiogamie übergehen beginnt und diese teilweise auch erreicht (s. Fortpflanzung). Ihre drei Familien (die *Rhizidiaceae*, *Hypochytriaceae* und *Cladochytriaceae*; A. Fischer 1892, Gäumann 1927) werden noch zahlreiche Verschiebungen hinsichtlich ihrer Gattungen und Unterfamilien durchzumachen haben und stellen heute wohl nur eine provisorische Gliederung dar. Mit Bestimmtheit haben ihre übrigen Familien (*Olpidiaceae*, *Synchytriaceae*, *Plasmiodiophoraceae* und *Woroninaceae*, die als *Archimycetes* zusammengefaßt werden) auszuscheiden. In den meisten Systemen der Gegenwart sind sie bereits ausgeschaltet (so Gäumann). In unserem Sinne sind sie überhaupt keine *Eumycetes*. Die *Oomycetes* unterscheiden sich von den *Zygomycetes* durch ihre geschlechtliche Fortpflanzung, die, wie schon der Name sagt, in Form einer Oogamie ausgebildet ist, während letzteren die Zygogamie eigen ist (vgl. Fortpflanzung). In sich gliedern sie sich in die *Monoblepharidinae* und *Oomycetinae*. Die *Monoblepharidinae* besitzen eingeißelige, die *Oomycetinae* zweigeißelige Zoosporen. Erstere gliedern sich in ihrem Thallusbau in zwei Familien, die *Monoblepharidaceae* und *Blastocladiaceae*; letztere in drei Familien (*Ancylidatae*, *Saprolegniaceae* und *Peronosporaceae*). Die *Zygomycetes* gliedern sich in zwei Unterreihen, deren eine die Formen mit Sporangien umfaßt (*Mucoraceae*, *Endogonaceae*), die andere jene mit Konidienträgern (*Entomophthoraceae* und *Basidiobolaceae*). Die *Zygomycetes* dürften hinsichtlich ihrer Abstammung ebenso heterogen sein, wie vielleicht auch die *Oomycetes*. Teils dürften sie sich aus *Oomycetes*, teils aus *Chytridiales* entwickelt haben, wie im Schema angedeutet ist (*Polyphagus*-ähnliche Formen auf der einen und *Ancylidatae*-Formen auf der anderen Seite).

Die große Klasse der *Ascomycetes* gliedert sich in zwei Unterklassen, in die *Protascomycetes* und *Eurascomycetes*. Hinsichtlich der Abstammung der *Ascomycetes* sind vier Haupttheorien aufgestellt worden. Die eine betrachtet den Ascus als homolog zu dem

Oogon der *Oomycetes* und sieht Ähnlichkeiten in der Oospaerentwicklung der *Oomycetes* mit der Ascosporenentwicklung der *Ascomycetes*. Dementsprechend werden die *Ascomycetes* von den *Oomycetes* abgeleitet (De Bary und Schule). Die andere Theorie betrachtet den Ascus der *Ascomycetes* nicht dem Oogon homolog, sondern faßt den Ascus als ein weiter entwickeltes Keimsporangium der *Phycomycetes* (Brefeld und Schule, Gämäumann, Greis) auf. Die dritte Theorie sieht Ähnlichkeiten in der Bevruchtung der *Ascomycetes* und der *Florideae* und leitet die *Ascomycetes* von den Rotalgen ab. Die bei manchen *Ascomycetes* durch Konidien ersetzenen Antheriden werden als sekundäre Gebilde betrachtet, die sich bei dem Verlust der Spermatien (unserer Konidien, Endo- und Ektokonidien, z. B. bei *Bombardia*) als Ersatz gebildet hätten, indem nicht mehr Spermatien individualisiert worden seien, sondern das ganze Spermatangium (Gametangium) die Funktion der Spermatien übernommen hätte (Sachs, Vuillemin, Dodge, Fink, Zickler). Da wir die „Spermatien“ der *Ascomycetes* nicht als solche betrachten, sondern als Konidien (Ekto- und Endokonidien), so scheidet die dritte Theorie, die eine Abstammung der *Ascomycetes* von den *Rhodophyceae* annimmt, aus. Da weiterhin nach der im I. Teil dargelegten Auffassung der Ascus nicht dem Oogon homolog (sondern nur analog) ist, so kommt auch eine Abstammung von den *Oomycetes* nicht in Frage. Es bleibt daher nur noch die Abstammung von den *Zygomycetes* zu erörtern, sowie die neuerdings von Guilliermond (1928) und Nannfeldt (1932) vertretene 4. Theorie, die Abstammung der *Ascomycetes* von *Spermophthora* (s. Fortpflanzung). Da Nannfeldt die Endokonidien von *Spermophthora* als Spermatien betrachtet, so ergibt sich für ihn keine Möglichkeit, diesen Pilz von den *Zygomycetes* abzuleiten. Vielmehr handelt es sich nach ihm bei *Spermophthora* um den primitivsten *Ascomyceten*, den er als „Diplobiontiae“ an die Basis des *Ascomyceten*-Stammes stellt. Da sich dieser Pilz aber nicht von *Zygomycetes* ableiten läßt, so kommt Nannfeldt zu dem Schluß: „Die Zygomyceten und Ascomyceten sind somit als zwei einander gleichgestellte Entwicklungsreihen zu betrachten. Ob man deren gemeinsamen Ursprung unter chytridiaceenähnlichen Typen zu suchen hat, soll hier nicht entschieden werden... Durch die Entwicklung einer besonderen diploiden (bzw. dikaryontischen) Phase, die mit Ascusbildung abgeschlossen wird, erheben sich die Ascomyceten über die Phycomyzeten.“ Wir werden im folgenden zeigen, daß *Spermophthora* nicht der primitivste *Ascomycet* ist, sondern daß er sich aus den *Endomycetaceae* ableiten läßt. Ferner lehnt Nannfeldt die Ableitung des Ascus aus dem Keimsporangium ab. Den Hemiascus von *Dipodascus* und *Ascoidea* erklärt er sich so entstanden (von *Spermophthora*), „daß die diploide Phase gänzlich reduziert worden sei und daß zwei der Kerne des Gametangiums (bzw. ein Kern von je zwei kopulierenden Gametangiengruppen) vor den übrigen bevorzugt worden seien, miteinander verschmelzen sowie unmittelbar, im Gametangium unter den anderen Kernen verbleibend, eine Reduktionsteilung durchführen und Sporen bilden, ohne daß ein besonderer Ascus zur Ausbildung kommt. Die niederen Ascomyceten zeigen also in ihrem Kernphasenwechsel eine große Variation. Im übrigen sind aber *Spermophthora*, *Hemiasci*, *Endomycetales* und gewisse der niedersten *Plectascales* ohne Zweifel miteinander nahe verwandt.“

Demgegenüber stützt sich die hier vorgetragene Auffassung der Abstammung der *Ascomycetes* auf die Ähnlichkeiten des Ascus der *Protomycetes* und *Dipodascaceae* mit dem Keimsporangium der *Zygomycetes*, wie dies auch andere annehmen (Juel 1902, 1921; Dangeard 1907; Atkinson 1915; Gämäumann 1927, 1940; Varitchak 1931). Den Ausgangspunkt für die Betrachtungen bildet das Verhalten der Zygosporen bei ihrer Keimung. Bei den meisten *Zygomycetes* keimt die Zygote, soweit dies überhaupt bekannt ist, mit einem Keimmycel. Daneben gibt es jedoch Formen, bei denen die Keimung in ihrem Verhalten schwankend geworden ist und je nach den äußeren Bedingungen (die sich noch unserer näheren Kenntnis entziehen) mit einem kurzen Keimmycel, das aber schon sehr früh zur Anlage eines Sporangiums übergeht, erfolgen kann. So verhält sich z. B. *Phycomyces* und *Mucor*, bei denen bei schlechter Ernährung der Keimschlauch sofort mit einem Sporangium abschließt. Bei *Phycomyces nitens* schließlich findet, im Gegensatz zu den anderen *Mucoraceae*, bei denen die Reduktionsteilung in der Zygospore erfolgt, die Reduktionsteilung im Keimsporangium statt (Burgeff

1915), und damit ist das Sporangium zu einem Keimsporangium geworden, zum Gonotokonten. Die Zygospore der *Zygomycetes* ist eine Coenozygote, d. h. in ihr verschmelzen mehrere Kernpaare zu Zygotenkernen; dementsprechend besitzt auch das Keimsporangium mehrere Zygotenkerne, die in ihm die Reduktionsteilung erfahren. Bei den *Endogonaceae* tritt eine Reduktion der Kernzahl in den Zygotenästen ein; dementsprechend ist die Zygospore einkernig und besitzt nur einen Zygotenkern, wie wir dies beim Ascus allgemein finden. Bei *Endogone lactiflora* sind die Kopulationsäste noch mehrkernig, aber unter den vielen Kernen wird nur je einer zu einem Kopulationskern und es entsteht daher auch nur ein Zygotenkern in der Zygospore. Es tritt also eine „Privilegierung“ je eines Kernes des vielkernigen Kopulationsastes ein. Außerdem tritt bei den *Zygomycetes* noch eine andere Erscheinung zutage, nämlich die Verzögerung der Kernverschmelzung. So kann bei *Phycomyces nitens* (Burgess) nach einer Zygosporenruhe von 5 Monaten die Kernverschmelzung immer noch nicht stattgefunden haben. Diese Verzögerung der Karyogamie finden wir wieder bei den *Ascomycetes*, bei denen zwischen Kernverschmelzung und Kernpaarung eine gewisse Zeit vergeht, die allerdings nicht lange währt, sondern meist nur einige Tage oder auch nur mehrere Stunden, aber deutlich zu beobachten ist. Eine andere Verzögerung der Karyogamie bei den *Zygomycetes* besteht darin, daß nicht mehr die beiden verschmelzenden Kopulationsäste, die Gametangien, Ort der Karyogamie sind, sondern ein Auswuchs, der aus beiden hervorgeht und der zur Zygospore wird. Dies tritt uns sehr deutlich bei *Endogone* entgegen.

Die genannten Merkmale, besonders die Verzögerung der Karyogamie, finden wir bei den *Ascomycetes* wieder, desgleichen die Privilegierung von bestimmten Kernen zu Sexualkernen und die Keimung der Ascogene, die dem Oogon homolog sind, mit einem Keimsporangium, dem der Ascus homolog ist. Wenn auch *Dipodascus* nicht die unmittelbare Fortsetzung der heute lebenden *Zygomycetes* ist, so zeigt sich doch, wie wir uns die Fortentwicklung des Zygomycetenporangiums zu denken haben. Bei *Dipodascus* verschmelzen wie bei den *Zygomycetes* zwei Kopulationshyphen, die mehrkernig sind, zur Zygote, die aber im Gegensatz zu jener der *Zygomycetes* nicht als Dauerspore ausgebildet wird, die erst nach einer Ruheperiode keimt, sondern ihre zarte Beschaffenheit beibehält und sofort zu einem Keimsporangium, eben dem Ascus, auswächst. Wie bei *Endogone* nehmen nicht alle Kerne eines jeden Kopulationsastes an der Befruchtung teil, sondern nur ein einziger, und in der Zygote verschmelzen dementsprechend ebenfalls nur zwei Kerne zu einer Zygote. Die übrigen Kerne gehen wie bei *Endogone* zugrunde. Leider ist die Keimung der *Endogone*-Zygosporen unbekannt, so daß über das Verhalten derselben nichts ausgesagt werden kann. Bei *Dipodascus albidus* gehen unter Reduktionsteilung aus dem einen Zygotenkern viele Ascosporen hervor. Hierin tut sich wieder die Gleichheit mit dem *Mucoraceen*-Keimsporangium kund, doch mit dem Unterschied, daß bei letzterem die Keimsporangiumsporen aus mehreren Zygotenkernen hervorgehen, bei *Dipodascus* nur aus einem. Dies war auch der Grund, warum die Keimsporangiumnatur des *Dipodascus*-Ascus von vielen Seiten abgelehnt wurde. Bei *Dipodascus uninucleatus*, der einkernige Zellen besitzt, verschmilzt ebenfalls nur ein Kernpaar zum Zygotenkern. Die Sporenbildung ist die gleiche. *Ascoidea* verhält sich in jeder Hinsicht wie *Dipodascus albidus*. Auch hier gehen aus dem einen Zygotenkern viele Sporen hervor. Nach unseren heutigen Kenntnissen stimmen die Ascii der beiden Gattungen soweit mit den Keimsporangien mancher *Zygomycetes* überein, daß man den Ascus als fortentwickeltes Keimsporangium auffassen kann. Da ihre Sporenzahl noch nicht konstant ist, werden diese Ascii als Hemiasci im Sinne Varitchaks aufgefaßt. Wir können daher als den Ausgangspunkt für die *Ascomycetes* Formen ansehen, die den *Dipodascaceae* nahestehen (bzw. gestanden haben).

Mit *Dipodascus* weitgehend übereinstimmend, besonders mit *D. uninucleatus*, ist der Ascus der *Endomycetaceae*, nur ist hier die Sporenzahl schon konstant geworden (acht Sporen), womit der echte Ascus erreicht ist. Bei den anisogamen Formen, so *Endomyces Magnusii*, wächst der weibliche Kopulationsast zum Ascus aus und es zeigt sich hierin die Keimsporangiumnatur noch gut. Bei anderen Formen mit isogamer Befruchtung, so *Eremascus fertilis*, schwollt die Kopulationsstelle zu einem Ascus an

und zeigt ebenfalls die Keimsporangiennatur deutlich. Bei manchen Arten sinkt die Sporenzahl auf vier herab, was wir auch bei anderen *Ascomyces* finden (*Tuberaceae*). Die *Saccharomyces* sind als rückgebildete *Endomycetaceae* zu betrachten, die durch Rückbildung des vegetativen Mycels einzellig geworden sind, im übrigen aber weitgehend mit den *Endomycetaceae* übereinstimmen. Unsicher sind die *Protomyces* (= *Synascomyces*) und die *Spermophthoraceae*.

Die *Protomyces*, die *Pericystis* und *Protomyces* umfassen, zeichnen sich dadurch aus, daß ihre Ascii nicht einen Zygotenkern, sondern deren mehrere enthalten. Aus jedem Zygotenkern, der sich wandständig an die Peripherie lagert, gehen bei *Pericystis* viele, bei *Protomyces* vier Sporen hervor. Jeder Zygotenkern umgibt sich mit einer Plasmaportion, er wird zur „Sporenmutterzelle“, und geht hierauf zwei (*Protomyces*) oder viele Kernteilungen ein (*Pericystis*). Zur Zeit sind diese Verhältnisse noch nicht recht zu deuten. Es ließe sich einerseits daran denken, daß diese Formen noch primitiver sind als die *Dipodascaceae*, also den *Zygomycetes* noch näher stehen als letztere. Die Dauerspore, die bei *Protomyces* vorhanden ist, könnte man noch als Zygosporie auffassen und der Ascus wäre dann ein echtes Keimsporangium. Es spricht aber dagegen die Art der Sporenmutterzellenbildung und Sporenbildung, die bei den *Zygomycetes* nicht ihresgleichen hat. Es könnte sich aber auch um einen besonderen Typ eines Hemiascus handeln und daher *Protomyces* gegenüber *Dipodascus* phylogenetisch jünger sein. Wie im Schema zum Ausdruck gebracht ist, wird hier *Protomyces* und *Pericystis* (*Protomyces*) als phylogenetisch älter als die *Dipodascaceae* betrachtet. Maßgebend für diese Anschaung ist, daß trotz mancher Schwierigkeiten die Chlamydospore von *Protomyces* den Zygosporien der *Zygomycetes* sich vergleichen läßt, wenn auch die Entstehung der beiden Gebilde verschieden ist (bei *Protomyces* kopulieren schon die Ascosporen, und die Chlamydosporen entstehen am dikaryotischen Mycel). Wie die Zygosporie der *Zygomycetes*, besonders der *Mucoraceae*, mit einem Keimsporangium keimen kann, so keimt auch die Chlamydospore von *Protomyces* mit einem Keimsporangium, dem eigentlichen Ascus (Epascus). *Protomyces* kann man daher als einen sehr primitiven *Ascomyceten* auffassen, dessen Chlamydospore noch die Herkunft aus den *Zygomycetes* erkennen läßt und, wie die Zygosporie, mit einem Keimsporangium auskeimt, in dem die Reduktionsteilung stattfindet (vgl. unter Ascus).

Die *Spermophthoraceae* endlich kennzeichnen sich einmal durch ihren antithetischen Generationswechsel, zum anderen Male durch die somatogame Befruchtung. Das haploide Mycel ist mehrkernig, wie dasjenige der *Phycomyces*, was den Schluß zulassen könnte, daß der Pilz primitiver wäre als die *Ascomyces*, so daß man vielleicht den Pilz unmittelbar an die *Zygomycetes* anschließen könnte. In gewissen Zellen des vegetativen Mycels entstehen spindelförmige Zellen, die nach ihrer Befreiung miteinander kopulieren und daher von Guilliermond und Nannfeldt als Gameten bezeichnet werden. Für Gameten fehlen ihnen aber verschiedene Kennzeichen, so daß es wahrscheinlicher sein dürfte, sie für Endokonidien (Sporangiosporen) zu halten. Dann ist natürlich der Befruchtungsvorgang keine Gametogamie, sondern eine somatogame Befruchtung. Man kann sich vorstellen, daß ähnlich wie bei den *Saccharomyces*, die wir als abgeleitete *Endomycetaceae* betrachten, der vegetative Teil des „Mycels“ so weit abgeschrägt ist, daß die einzelligen haploiden „Mycelien“ kopulieren. In diesem Falle ist *Spermophthora* nicht primitiv, sondern abgeleitet und läßt sich als Parallelreihe zu den *Saccharomyces* aus den *Endomycetaceae* ableiten. Es sei nur daran erinnert, daß sich auch unter den *Saccharomyces* antithetischer Generationswechsel findet und daß auch dann der Diplont zu einem größeren Zellverband heranwachsen kann, wie dies zuweilen bei *Spermophthora* der Fall ist, aber auch sofort zur Ascusbildung schreiten kann, wobei noch einige Zellen dazwischen geschaltet sein können, wie dies ebenfalls bei *Spermophthora* der Fall ist, wo die kopulierenden Zellen mit einem gemeinsamen Keimschlauch zu einem kurzen Ast auswachsen und sofort (oder nach nochmaliger Gabelung) zur Ascusbildung schreiten. Inwieweit es möglich ist, die *Saccharomyces* und die *Spermophthoraceae* zu einer Familie zu vereinigen, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Es ergeben sich aber soviiele gemeinsame Züge, daß eine Vereinigung der beiden Typen nicht unmöglich erscheint, viel eher möglich, als die *Spermophthoraceae* unmittelbar aus den *Phycomyces* abzuleiten.

Die große Unterklasse der *Eumascomycetes* dürfte sich im Anschlusse an die *Endomycetaceae* aus Formen entwickelt haben, die den *Endomycetaceae* nahestanden. Die *Endomycetaceae* zeichnen sich bereits durch einen echten Ascus aus. Von solchen Formen aus (bzw. ähnlichen) ist die Weiterentwicklung zu suchen. Die *Eumascomycetes* zerfallen ihrerseits in drei Reihengruppen, die *Plectascales*, die *Ascoloculares* und *Ascohymeniales*. Es ist nach unseren heutigen Kenntnissen nicht mehr möglich, die drei Reihengruppen als verschieden hoch entwickelte Stufen ein und derselben Gruppe aufzufassen, sondern es handelt sich um drei Entwicklungsreihen, die sich selbstständig aus Formen vom *Endomycetaceen*-Typ parallel entwickelt haben. Die *Plectascales* sind eine Gruppe, die auf relativ primitiver Stufe stehen geblieben ist und längst nicht die Organisationshöhe der *Ascoloculares* oder gar jene der *Ascohymeniales* erreicht hat. Unter den *Plectascales* werden alle jene Formen zusammengefaßt, deren Asci innerhalb des ascusführenden Gewebes unregelmäßig angeordnet sind. Die *Gymnoascaceae*, *Aspergillaceae*, *Cephalothecaceae* und *Ophiostomataceae* bilden eine aufsteigende Stufe zu immer höher organisierten Fruchtkörpern. Die *Onygenaceae* und *Elaphomycetaceae* würden, wenn man ausschließlich die unregelmäßige Ascusanordnung berücksichtigt, unter den *Plectascales* die höchsten Fruchtkörperbildungen aufweisen; doch zeigen gerade die *Elaphomycetaceae* und teilweise auch die *Onygenaceae* Entwicklungsformen in ihrer Fruchtkörperentstehung, die darauf hindeuten, daß über ihre Stellung bei den *Plectascales* noch nicht das letzte Wort gesprochen ist. So haben wir bei der Fruchtkörperbesprechung gesehen, daß bei *Ascocleroderma* unter den *Elaphomycetaceae* die sekundären ascogenen Hyphen in einen schizogen entstandenen Hohlraum hineinwachsen und diesen ausfüllen. Dieser Vorgang entspricht aber weitgehend der Ascusentwicklung der *Ascoloculares* (vgl. auch Kammerbildung der *Tuberales*). Nur sind die Asci regellos angeordnet; aber nicht anders ist dies bei den *Myriangiales*. Den Hohlraum kann man ohne weiteres als einen großen, zentralen Loculus betrachten. So stehen die beiden Familien der *Onygenaceae* und *Elaphomycetaceae*ziemlich isoliert bei den *Plectascales*. Die *Ascoloculares*, die sich dadurch kennzeichnen, daß sie keine echten Peritheciens, sondern Pseudoperitheciens besitzen (s. diese), umfassen nach Nannfeldt (1932) die *Myriangiales*, *Pseudosphaeriales* und *Hemisphaeriales* und vielleicht noch als unsichere Gruppe die *Trichothyriales*, falls man die Katothecien als besondere Fruchtkörper auffaßt. Hier sind sie jedoch bei den *Hemisphaeriales* untergebracht als eine Familie derselben, da wir der Auffassung sind, daß das Katothecium nur eine Abwandlung des Pseudoperitheciums bzw. des Thyrotheciuns darstellt. In dem Schema sind die drei Reihen nebeneinander angeordnet, da sich heute die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Familien noch in keiner Weise überblicken lassen und da sie vor weiteren Umgruppierungen nicht sichern sind. In der Gliederung der Reihen wurde auf die Auffassungen von Nannfeldt und Theissen und Sydow (1917) zurückgegriffen, da sie den verwandtschaftlichen Beziehungen noch am nächsten kommen und sich mit den entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen am ehesten in Einklang bringen lassen. Auch die *Ascoloculares* sind als selbstständige Entwicklungsreihe aufzufassen, die sich nicht etwa — wie früher angenommen wurde — an die *Plectascales* anschließen läßt.

Als dritte und stammesgeschichtlich wichtigste Reihe weisen die *Eumascomycetes* die Reihengruppe der *Ascohymeniales* auf. Ihre Herkunft ist bei primitiven discomycetenartigen Formen zu suchen, die etwa wie die *Ascocorticium*-Gruppe ausgesehen haben mögen. Von hier aus erfolgte eine dreifache Entwicklung. Einmal bildeten sich die Formen mit schüssel-, scheiben- oder napfförmigen Fruchtkörpern heraus (die *Discomycetes*), von denen ihrerseits wieder die gestielte schüsselförmigen Fruchtkörper und aus diesen die dem Bechertyp angehörigen Fruchtkörper der *Helvellales* hervorgingen. Diese Gruppe umfaßt die *Pezizales* mit schüsselförmigen und die *Helvellales* mit gestielten und abgeleiteten schüsselförmigen Fruchtkörpern, die sich zu eigenartigen Formen entwickelt haben. Die Gruppe ist zugleich dadurch gekennzeichnet, daß sich ihre Asci mit einem Deckel öffnen, und sie wird daher als die *Operculati* den anderen beiden Ordnungen, den *Inoperculati*, deren Asci sich nicht mit einem Deckel öffnen, gegenübergestellt. Die Reihe der *Ostropales* umfaßt nur eine Familie mit etwa 6 Gattungen. Sie kennzeichnet sich durch die Gestalt ihrer Asci, die zylindrisch und schmal sind, am Scheitel eine verdickte halbkugelige Membran besitzen, die von einem engen Porus durchzogen

wird. Die Sporen sind fadenförmig und zerfallen oft in ihre Zellen. Durch diese Merkmale unterscheiden sie sich von den übrigen *Discomycetes*. Die Reihe der *Helotiales* gliedert sich in sechs Familien (*Dermateaceae*, *Phaciidaeae*, *Orbiliaceae*, *Hyaloscyphaceae*, *Helotiaceae* und *Geoglossaceae*; nach Nannfeldt). Ihre Ascii weisen keine Scheitelverdickung auf, oder sie ist nur schwach angedeutet, die Sporen sind nie fädig und zerfallen nicht. Die *Taphrinales* sind rückgebildete *Pezizales*. Die Chlamydosporenbildung dürfte durch die parasitäre Lebensweise bedingt sein (*Ustilaginales*!).

Eine zweite Entwicklungsstufe stellen die *Tuberales* dar mit den Familien der *Genaceae*, *Eutuberaceae* und *Terfeziaceae*. Sie leiten sich aus discomycetenähnlichen Formen ab und sind wohl bei den *Pezizales* anzuschließen, wo die *Rhizinacee Sphaerosoma* in Frage kommt (bzw. ähnliche Formen). Der primitivste Vertreter der *Tuberales* ist *Petchiomycetes*, der weiter nichts als eine *Pezizacee* darstellt, wobei sich die ascusführende Innenwand der hohlkugeligen bis schüsselförmigen Fruchtkörper schwach zu fälteln beginnt und die Ascii von einem Epithecum bedeckt sind. Von hier aus dürfte die Reihe weiterführen bis zu *Genabea*. Von *Sphaerosoma*-artigen *Pezizales* steigt eine Reihe auf über *Pachyphloeus* nach *Tuber* einerseits und nach *Choicomycetes* andererseits. Die *Terfeziaceae* schließen sich an die *Eutuberaceae* an, da sich gezeigt hat, daß ihre Fruchtkörper prinzipiell in der gleichen Weise wie bei *Tuber* entstehen (abgesehen von Kleinigkeiten).

Als dritte Reihe endlich schließen sich die *Pyrenomycetes* an, bei denen alle echte Peritheciens besitzenden *Ascomycetes* untergebracht sind; sie beginnen mit den *Sphaeriales* (einschl. „*Perisporiales*“) und enden mit den höchstorganisierten stromatischen *Clavicipitales*. Letztere Familiengruppe ist hinsichtlich der Fruchtkörperorganisation als sehr hochstehend zu betrachten, will sich aber insofern nicht recht einfügen, als die Peritheciens keine echte Wand besitzen, und ferner echte Paraphysen fehlen. Ihr Schicksal dürfte daher noch ungewiß sein. Unsicher ist auch die Familiengruppe der *Coronophorales*, deren Zugehörigkeit zu den *Ascohymeniales* noch bewiesen werden muß, wenn sie auch wahrscheinlich ist.

Es ist noch zu der Frage Stellung zu nehmen, inwieweit die Fortpflanzung der *Ascomycetes* für verwandtschaftliche Studien verwertbar ist. Bei den *Phycomycetes* spielt die Sexualität für die Gestaltung des Systems derselben die wichtigste Rolle; unterscheidet man doch die *Zygomycetes* durch ihre andersartige Befruchtung von den *Oomycetes* und den *Chytridiales*. Vergegenwärtigen wir uns nochmal das im II. Teil Gesagte, so läßt sich ohne weiteres feststellen, daß allen *Ascomyceten*-Gruppen, Reihen und Familien, ja sogar Gattungen und einzelnen Arten die Rückbildung der Sexualität eigen ist, soweit es sich um die Zytogamie handelt. Bei den jeweiligen Typenformen finden wir Befruchtung eines Ascogons durch ein Antheridium. In der gleichen Gattung, in vielen Fällen bei der gleichen Art, finden wir aber daneben noch verschiedene Ersatzvorgänge. So kann statt mit einem Antheridium das Ascogon mit Konidien oder mit einer vegetativen Hyphe kopulieren. In anderen Fällen tritt an die Stelle der Zytogamie die Parthenogamie, die bereits einen Schritt zur Autogamie hin darstellt, bei der sich die Kerne einer einzigen Zelle unter sich paaren und auf jede Befruchtung mit einer anderen Zelle überhaupt verzichtet wird. Von solchen Gattungen, bei denen die typische Ascogon-Antheridumbefruchtung durch Ersatzvorgänge ersetzt wird, seien nur genannt *Morchella* (Greis 1940), *Tuber* (Greis 1938, 1939), *Sordaria* (Dengler 1937; Greis 1936). Von solchen Arten, bei denen sich tatsächlich alle überhaupt möglichen Befruchtungsvorgänge finden, seien genannt *Sordaria fimicola* (Greis 1936, 1941), *Sordaria uvicola* und *Brefeldia* (Dengler 1937), *Rosellinia reticulospora* (Greis und Greis-Dengler 1940). Mit anderen Worten, bei einer solchen Fülle von Ersatzvorgängen, die mit Somatogamie oder völliger Apogamie enden können, ist es klar, daß die Sexualität für die Systematik der *Ascomycetes* nicht verwertbar ist (vgl. Fortpflanzung der *Ascomycetes* im Teil II). Wir sind daher gezwungen, für die Gliederung ausschließlich die Fruchtkörper zu verwenden, die im Gegensatz zu den *Basidiomycetes* ein wichtigeres Merkmal abgeben, wie wir nunmehr sehen werden.

Da sich erwiesen hat, daß die Basidie ein Ascus mit exogener Sporenbildung ist, so müssen diejenigen *Basidiomycetes* die ursprünglicheren sein, deren Basidien dem

Ascus noch am ähnlichsten sind. Das sind die *Holobasidiomycetes*. Hat man früher geglaubt, daß unter den *Basidiomycetes* mit ungeteilten Basidien diejenigen die ursprünglicheren seien, deren Basidien sich nach dem stichobasidialen Typ entwickeln, so zeigte sich immer mehr, daß auch die chiastische Holobasidie als ursprünglich in Betracht kommen kann. Nicht nur bei der Stichobasidie finden wir noch acht Sporen oder zumindest acht Kerne, sondern wir kennen heute eine größere Anzahl von Chiastobasidien, die ebenfalls acht Sporen ausbilden (*Sclerodermataceae*). Hat man früher angenommen, daß Übergänge zwischen stichischen und chiastischen Basidien nicht vorkommen, so zeigte sich in den letzten Jahrzehnten, daß solche Übergänge wohl vorhanden sind und daß es nicht angängig ist, gut charakterisierte Familien zu zerschlagen, in denen sich einige Sippen stichisch, andere chiastisch entwickeln. Es ist daher nicht richtig, die *Clavariaceae* in zwei Gruppen zu spalten, in eine stichische und eine chiastische. Hinsichtlich des Fruchtkörperbaues bilden diese Pilze eine geschlossene Gruppe, so daß es als ein Uding erscheint, sie in zwei Familien zu trennen. Es steht fest, daß beide Basidienformen ursprünglich und beide abgeleitet sein können. Von größerer Bedeutung ist die Scheidung der Basidien danach, ob sie ein einheitliches Gebilde darstellen, oder ob sie durch Wandbildungen unterteilt sind, ob sie Holo- oder Phragmobasidien sind. Die Form der Basidie in dieser Beziehung spielt heute eine ausschlaggebende Rolle für die Abstammung und Systematik der *Basidiomycetes*.

Die *Holobasidiomycetes* gliedern sich in zwei große und eine kleine Gruppe, in die *Hymenomycetes*, *Gastromycetes* und die *Dacryomycetes*. An der Basis der *Hymenomycetes* stehen die Formen mit flächenförmigen Fruchtkörpern, die in den höchsten Vertretern zu gut durchgebildeten Fruchtkörpern emporsteigen. Nach der Gestalt der Hymenophore unterscheiden wir die *Thelephoraceae* mit glattem Hymenophor, der von der Basidenschicht überzogen ist. Die niedersten Formen, die *Hypochnaceae* und *Exobasidiaceae*, besitzen noch kein geschlossenes Hymenium. Die *Corticieae*, *Peniophoreae* u. a. besitzen ein wohl ausgebildetes Hymenium. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich die *Hymenomycetes* von Formen herleiten, die dem *Asccorticium*-Typ unter den *Rhizinaceae* angehören. Die *Corticieae* stimmen mit diesem *Ascomycetes* im Bau des Hymenophors und auch des „Fruchtkörpers“ so weitgehend überein, daß eine solche Annahme nicht der Grundlage entbehrt. Von solchen flächenförmigen Formen, die an Stelle der Ascii Basidien haben, leiten sich die anderen *Hymenomycetes* her, durch weitere Differenzierung des Hymenophors (s. im Teil III). Aus *Cantharellus*-artigen Formen, etwa ähnlich *Dictyolus*, leiten sich die *Agaricaceae* her. Bei den *Dictyoleae* bildet der Hymenophor Leisten, die den Blättern der *Agaricaceae* schon sehr nahekommen. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß sich die *Lactariaceae* und *Coprinaceae*, die manche Abweichungen von den *Agaricaceae* zeigen, von gastromycetenartigen Ahnen herleiten, wie dies Lohwag annimmt, der die *Lactariaceae* und auch die *Agaricaceae* und *Boletaceae* von den *Secotiaeae* ableitet. Die ungleichmäßige Sporenenentwicklung der *Coprinaceae* läßt sich als eine biologische Anpassung an die Hutform dieser Familie auffassen. Ob es berechtigt ist, die *Dacryomycetes* als eigene Reihe aufzufassen, ist fraglich, da ihre Basidie in jeder Hinsicht eine echte Holobasidie ist, die statt unmittelbar mit Sterigmen, zuerst mit Keimschlüuchen auswächst, an denen erst die Sterigmen entstehen. Auch dies läßt sich als Anpassung an die Fruchtkörperform auffassen. Die gallertige Schicht über den Basidien macht eine Verlängerung der Basidie notwendig, um die Sporen über die Fruchtkörperoberfläche emporzuheben. Ähnliches finden wir bei *Auricularia* unter den *Phragmobasidiomycetes*. Faßt man sie als eigene Reihe auf, wie dies im Schema der Fall ist, so stellen sie eine Parallelreihe zu den *Clavariaceae* mit gallertiger Fruchtkörperkonsistenz dar.

Von der Linie der *Thelephoraceae* zweigen die *Auriculariales* und die *Tremellales* ab, denen beiden die septierte Basidie gemeinsam ist. Die *Auriculariales* besitzen quer-, die *Tremellales* längsseptierte Basidien. Von dem *Auriculariales*-Stamm dürften die *Uredinales* und die *Ustilaginales* als parasitische Formen abgezweigt sein (nähere Ausführungen s. bei Phylogenie der Basidien im I. Teil).

Von den *Thelephoraceae*, insbesondere von den *Corticieae*, dürften sich die *Gastromycetes* herleiten. Die flächenförmigen Fruchtkörper der *Thelephoraceae* bieten alle Ent-

wicklungsmöglichkeiten in sich und es lassen sich aus ihnen nicht nur konsolen- und hutartige, sondern auch die knollenförmigen Fruchtkörper ableiten. Die niederste Stufe der *Gastromycetes* nehmen die *Hymenogastrineae* ein, die sowohl den lakunären, wie den koralloiden, den mehr- und den einhäutigen Fruchtkörpertyp verwirklichen. Von hier aus lassen sich die höheren *Gastromycetes* ableiten durch höhere Entwicklung ihrer Fruchtkörperformen (s. Fruchtkörper der *Gastromycetes*). Wie bei den *Hymenomycetes*, so finden wir auch bei den *Gastromycetes* innerhalb der einzelnen Reihen eine aufsteigende Fruchtkörperorganisation. Wie wir bei den *Hymenomycetes* ein Aufsteigen von flächenförmigen zu hutförmigen Typen finden, so auch bei den *Gastromycetes* ein Aufsteigen von knollenförmigen zu komplizierten Typen, die unter Umständen die Gestalt von hütigen Fruchtkörpern erreichen. Wie die *Hymenomycetinae* in einer primitiven Gruppe fußen (in den *Thelephoraceae*), so fußen die *Gastromycetes* ebenfalls in einer primitiven Gruppe, in den *Hymenogastrineae*.

## 2. Pilze aus früheren Erdperioden.

Die aus den früheren Erdperioden als Versteinerungen bekanntgewordenen Pilze spielen für die Phylogenie keine Bedeutung, da sie durchwegs Formen verwirklichen, wie wir sie auch heute kennen. Die ersten Pilze sind uns aus dem Palaeozoikum, vom Devon ab, bekannt, teils als Parasiten, teils als Saprophyten, zum Teil sehr gut erhalten. *Palaeomyces Gordoni* Kidst. et Lang (Zimmermann 1927, 1930) stellt eine relativ große Kugel dar (eine sogenannte Gonidie), die mit einem Keimschlauch durch die Spaltöffnungen von *Asteroxylon Mackiei* eindringt. Die Mycelien der ersten Pilze sind meist unseptiert, also *Phycomyces*-ähnlich. Der genannte Pilz dürfte eine *Rhizidiaceae* oder eine Form von *Rhopalomyces*-Charakter darstellen, also einen niederen *Phycomyceten*. Auch aus dem Karbon kennen wir *Phycomyceten*-artige Pilze. Möglicherweise kamen im Palaeozoikum schon *Ascomyces* aus dem Bereich der *Pyrenomyctes* vor, die betreffenden Formen sind jedoch nicht sicher als Pilze erkannt. Höhere *Ascomyces* und vor allem *Basidiomycetes* treten uns erst aus viel späterer Zeit entgegen, aus dem Ende des Mesozoikums und vor allem aus dem Neozoikum.

Die besonders aus dem Neozoikum bekannten Pilze haben mit den heutigen so große Ähnlichkeit, daß man sie fast heute lebenden Arten eingliedern kann. So berichtet Killermann (1939) über drei Pilzfunde aus den diluvialen Travertinen von Ehringsdorf (bei Weimar), die sehr weitgehend heute lebenden Arten ähnlich sind. Einer von ihnen, *Lenzites diluvialis* Kill., ist ein Hutstück eines lamellenträgenden Pilzes mit etwa 30 Lamellen. Es ähnelt am meisten dem rezenten *Lenzites tricolor* Bull. Die Lamellen sind gegabelt, der Hut hat einen ungefähren Durchmesser von 6 cm. Ein zweiter Pilz aus den Travertinen, *Lentinus diluvialis* Kill., ist wesentlich größer (etwa 14 cm im Durchmesser), die Lamellen sind dicker als beim vorigen, der Hut ist nicht erhalten. Die Lamellen entspringen einem knollenförmigen Stielansatz und strahlen von hier aus. Die Lamellen sind nicht so straff wie beim vorigen Pilz; zwischen den langen sind kürzere Lamellen eingeschaltet. Der *L. diluvialis* ist dem rezenten *Lentinus lepideus* Fr. sehr ähnlich. Noch weiter geht die Ähnlichkeit des dritten Pilzes aus Ehringsdorf mit heute lebenden Vertretern. Dieser Pilz, *Panus archaeoflabelliformis* Kill., ähnelt sehr dem heute lebenden *Panus flabelliformis* Schaeff. Von diesem Pilz sind wie vom zweiten nur Lamellen erhalten, die aber von denen der beiden ersten Formen wesentlich verschieden sind. Sie sind nämlich ästig-fächerig, von einem Punkte ausstrahlend. Aus diesen Funden geht hervor, daß im Diluvium unsere heutigen *Polyporaceae* und *Agaricaceae* bereits vorhanden waren.

Auch eine Reihe fossiler *Uredinales* wurden bekannt, so z. B. *Phelonites* Fresen. Die Aecidien besitzen eine Pseudoperidie, die Aecidiosporen sind unregelmäßig eckig (manchmal sechseckig) und glatt. Der Pilz wurde im Lignit am Vogelberg an Samenteilen von *Glyptostrobus* gefunden und als *Phelonites lignitum* Fres. beschrieben. *Aecidites* Pers. hat becherähnliche Aecidien, ähnlich den heutigen Aecidien. Sporen sind hier unbekannt. Im ganzen sind vier Arten der Gattung beschrieben.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die fossilen Pilze uns für die Phylogenie keine Anhaltspunkte ergeben, da alle bekannten Formen den rezenten sehr weitgehend ähneln. Andererseits läßt sich sagen, daß die Pilze offensichtlich schon sehr alte Lebewesen sind, da sie uns bereits aus dem Palaeozoikum bekannt sind und hier schon manche Ähnlichkeit mit rezenten *Phycomyces* haben. Die Abzweigung der *Eumycetes* muß daher schon sehr früh erfolgt sein. Schon aus diesem Grunde erscheint eine monophyletische Herkunft der Pilze wenig wahrscheinlich, da sicher in späterer Zeit aus anderen Pflanzengruppen (*Chlorophyceae*) noch andere *Eumycetes*-Zweige abgespalten sind. Die Gestaltung des Systems und Stammbaumes der *Eumycetes* muß, da die Palaeontologie hier vollkommen versagt — was bei der Hinfälligkeit der Pilze nicht verwunderlich ist —, daher allein an Hand der rezenten Formen vorgenommen werden.

## Übersicht über das System der Eumycetes.

Mycel nicht vorhanden; Vegetationskörper nackt, bei der Fruchtbildung vollkommen in dieser aufgehend (holokarpisch); nicht zu den Eumycetes gehörend

### Abteilung Archimycetes

(*Ophiidiaceae*, *Synchytriaceae*, *Plasmodiophoraceae*, *Woroninaceae*.)

Mycel vorhanden . . . . . Abteilung Eumycetes

I. Mycel vorhanden, wenig entwickelt oder schlauchartig, stets unseptiert oder höchstens durch Pseudosepten unterteilt . . . . . 1. Klasse Phycomyces

1. Mycel kaum entwickelt, sehr zart, oft auf eine Zelle beschränkt; im Wasser lebende Organismen; geschlechtliche Fortpflanzung durch Sporangien oder Dauersporen . . . . . 1. Reihe Chytridiales

2. Mycel gut entwickelt, ohne Querwände; geschlechtliche Fortpflanzung durch Oosporen . . . . . 2. Reihe Oomycetes

A. Oogonien von beweglichen Zellen (Spermatozoiden) befruchtet  
1. Unterreihe Monoblepharidineae

(*Monoblepharidaceae*, *Blastocladiaceae*.)

B. Oogonien von unbeweglichen Zellen (Antheridien) befruchtet  
2. Unterreihe Oomycetineae

(*Ancylistaceae*, *Saprolegniaceae*, *Peronosporaceae*.)

3. Mycel gut entwickelt, ohne Querwände; geschlechtliche Fortpflanzung durch Zygosporen . . . . . 3. Reihe Zygomycetes

A. Nebenfruchtform: Sporangien . . . . . 1. Unterreihe Mucorineae  
B. Nebenfruchtform: Konidienträger . . . . . 2. Unterreihe Entomophthorineae

II. Mycel stets gut entwickelt, durch echte Querwände septiert; Hauptsporen innerhalb schlauchartiger Behälter (Ascii) gebildet . . . . . 2. Klasse Ascomycetes

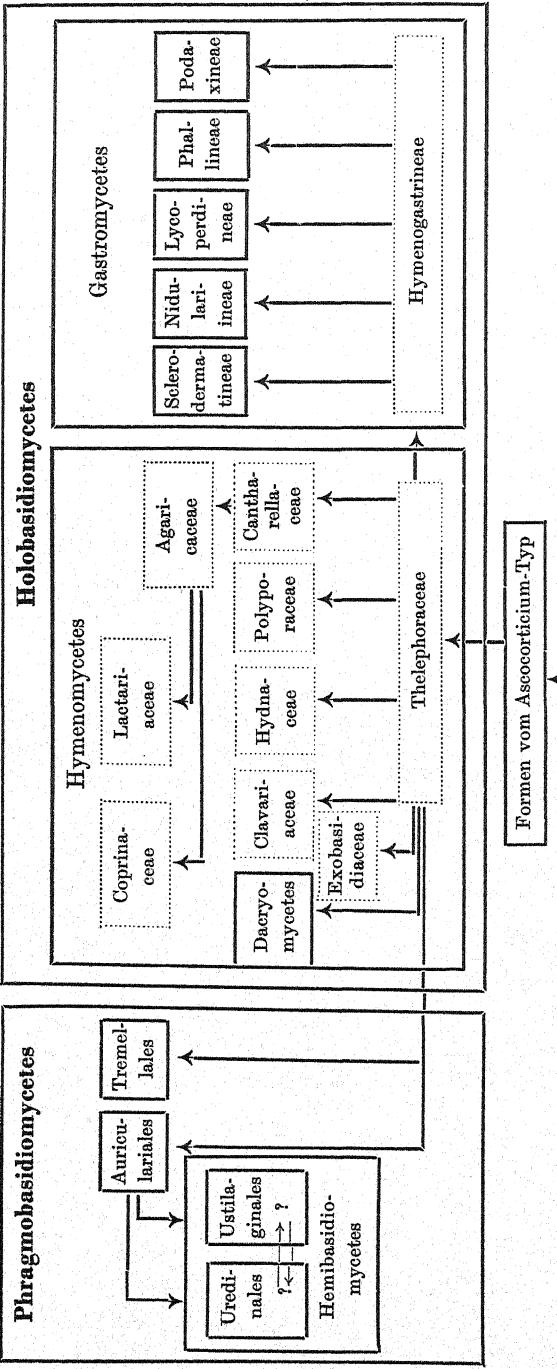
1. Ascii nicht in Fruchtkörpern eingeschlossen, frei auf dem Mycel liegend  
1. Unterklasse Protascomycetes

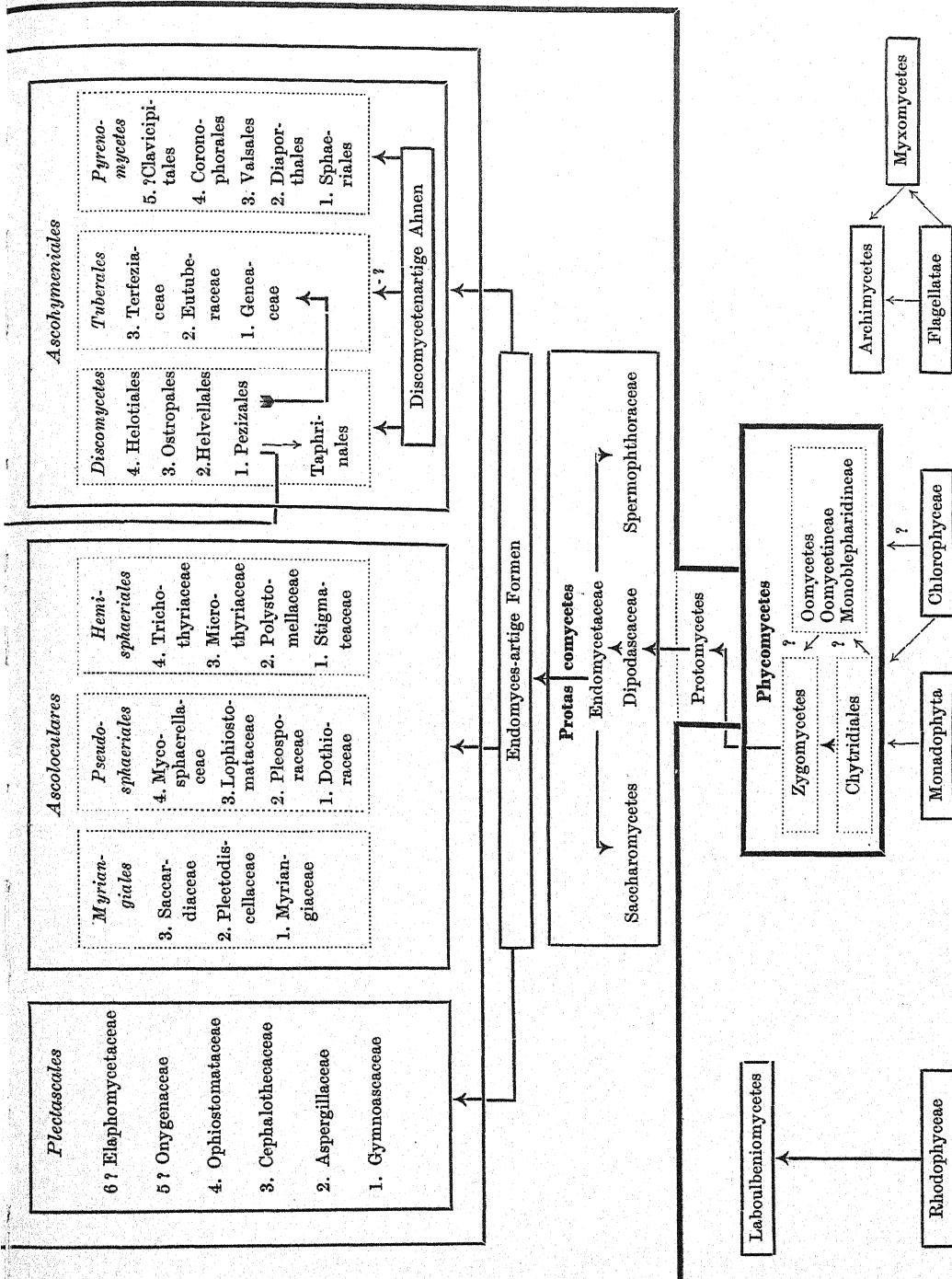
A. Ascii unregelmäßig, mit vielen Ascosporen, manchmal mit vier oder weniger Ascosporen . . . . . 1. Reihe Hemiasci  
(*Protomycetes*, *Saccharomyces*, *Spermophthoraceae*, *Endomycetaceae*, *Dipodascaceae*.)

B. Ascii regelmäßig, zu nackten Lagern (Hymenium) zusammengeschlossen oder einzeln stehend, achtsporig, oft im Ascus keimend 2. Reihe Taphrinales

2. Ascii in Fruchtkörpern eingeschlossen, typisch meist achtsporig  
2. Unterklasse Euascomycetes

A. Ascii innerhalb der Fruchtkörper regellos angeordnet  
1. Reihengruppe Plectascales  
(*Gymnoascaceae*, *Aspergillaceae*, *Cephalothecaceae*, *Ophiostomataceae*, *Onygenaceae*, *Elaphomycetaceae*.)





- B. Ascii nicht regellos im Fruchtkörper verstreut, sondern zu einem grundständigen Büschel angeordnet; Paraphysen scheinen zu fehlen. Ausnahmslos parasitische Formen, die mit Haustorien in die Wirtspflanzen eindringen Reihe **Perisporiales**<sup>1)</sup>
- (*Erysiphaceae, Perisporiaceae, Englerulaceae.*)
- C. Ascii nicht zu einem echten Hymenium vereinigt, einzeln oder zu mehreren in sogenannten Loculi stehend; an Stelle echter Paraphysen Interthecialfasern . . . . . 2. Reihengruppe **Ascoloculares**
- a. Ascii vereinzelt, rundlich . . . . . 1. Reihe **Myriangiales**  
(*Myriangiaceae, Plectodiscellaceae, Saccardiaceae.*)
- b. Ascii büschelig oder parallel angeordnet, zu mehreren in einem Loculus 2. Reihe **Pseudosphaerales**  
(*Dothioraceae, Pleosporaceae, Lophiostomataceae, Mycosphaerellaceae.*)
- c. Ascii wie bei b, aber Fruchtkörper nicht pseudosphaeralesartig, sondern discusförmig, mit einer schildförmigen Deckschicht und ohne Mündung; eine provisorische Gruppe . . . . . 3. Reihe **Hemisphaerales**  
(*Stigmataceae, Polystomellaceae, Microthyriaceae, Trichothyriaceae.*)
- D. Ascii in einem wohl ausgebildeten Hymenium stehend
3. Reihengruppe **Ascohymeniales**
- a. Fruchtkörper mehr oder minder schüssel- oder becherförmig 1. Reihe **Discomyces**  
(*Pezizales, Helvellales, Ostropales, Helotiales.*)
- b. Fruchtkörper ein geschlossenes Gehäuse mit Mündung 2. Reihe **Pyrenomyces**  
(*Sphaeriales, Diaporthales, Valsales, Coronophorales; Clavicipitales?*)
- c. Fruchtkörper knollenförmig, meist hypogaeisch 3. Reihe **Tuberales**  
(*Geneaceae, Eutuberaceae, Terfeziaceae.*)
- E. Ascusartige Sporenbehälter (mit meist vier Sporen), die einer fertilen (meist als „Ascogon“ bezeichneten) Zelle entspringen, die ihrerseits aus einer Mutterzelle hervorgegangen ist, die sich durch Längswände in vier fertile (ascogene) Zellen geteilt hat. Vegetationskörper nur wenig zellig; an ihm entstehen Antheridien und Prokarprien; letztere bestehen aus Trichogynzelle, Trichophorzelle und Karpogonzelle. In den Antheridien werden Spermatien gebildet, die sich an die Trichogyne festhaften und die Befruchtung durchführen. Aus dem Karpogon geht das Ascogon hervor. Beide Organe sind von einem peritheciensartigen Gehäuse umschlossen

#### Abteilung: **Laboulbeniomycetes**<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Die „Perisporiales“ sind eine völlig provisorische Reihe, deren Vertreter sich morphologisch z. T. nicht von den *Plectascales* trennen lassen (so die *Thielavia*-Gruppe), z. T. aber Übergangsformen zu den *Pyrenomyces* unter den *Ascohymeniales* und z. T. zu den *Pseudosphaerales* unter den *Ascoloculares* darstellen. Faßt man sie als eine Reihe auf, so sieht man sich gezwungen, ein rein biologisches Merkmal (den Parasitismus), entgegen den sonstigen Gepflogenheiten, als Basis für die Eingliederung in das System zu wählen, worauf z. B. auch Gäumann (1927) hinweist. Nannfeldt (1932) gibt die Reihe daher überhaupt auf (siehe auch unter „Verwandtschaftliche Beziehungen“).

<sup>2)</sup> Von manchen Autoren werden die *Laboulbeniales*, deren Vegetationskörper nur aus wenigen Zellen besteht und die auf Insekten parasitieren, als abgeleitete *Pyrenomyces* aufgefaßt und zu den *Ascomyces* gestellt. Doch ist es wahrscheinlicher, daß es sich bei diesen Formen nicht um von den *Pyrenomyces*, sondern von den *Florideae* abzuleitende Organismen handelt. Darauf weisen vor allem der Bau des Eiapparates (bestehend aus Karpogon-, Trichophor- und Trichogynzellen) und die Befruchtung durch Spermatien (die hier kaum als Konidien bezeichnet werden können) hin. Der sogenannte Ascus dieser Formen dürfte eher ein besonders kräftig entwickelter *Florideen*-Gonimoblast sein und die Ascosporen sind eher eine Art Karposporen (vgl. auch unter „Verwandtschaftliche Beziehungen“, sowie unter „Fruchtkörper“ der *Laboulbeniales*!).

- III. Hauptsporen an bestimmt gestalteten Trägern (Basidien) äußerlich abgeschnürt, meist in der Vierzahl . . . . . 3. Klasse **Basidiomycetes**
1. Basidien nicht durch Längs- oder Querwände unterteilt
    - A. Basidienschicht (Hymenium) bei der Reife stets frei
      - (*Exobasidiaceae, Hypochnaceae, Thelephoraceae, Clavariaceae, Cantharellaceae, Hydnaceae, Polyporaceae, Boletaceae, Agaricaceae, Lactariaceae, Coprinaceae.*)
      - B. Basidien bis nach der Sporenlösung vom Fruchtkörpergewebe eingeschlossen
        2. Reihe **Gastromyces**  
(*Hymenogastrineae, Sclerodermatinae, Nidulariinae, Lycoperdinae, Phallineae, Podaxineae.*)
    2. Basidien durch Wände unterteilt (meist vierzellig)
      2. Unterklasse **Phragmobasidiomycetes**
        - A. Basidien durch Längswände unterteilt, nicht aus Chlamydosporen entstehend . . . . . 1. Reihe **Tremellales**
        - B. Basidien durch Querwände unterteilt, meist nicht aus Chlamydosporen entstehend . . . . . 2. Reihe **Auriculariales**
        - C. Basidien durch Querwände unterteilt (außer *Tilletiaceae*), aus Chlamydosporen entstehend (außer *Coleosporiaceae*).
          - a. Im Verlaufe der Entwicklung treten mehrere Sporenarten zutage (Pycnidio-, Aecidio-, Uredo-, Teleuto- und Basidiosporen) 3. Reihe **Uredinales**
          - b. Nur zwei Sporenarten (Basidio- und Brandsporen) vorhanden
            4. Reihe **Ustilaginales**
  - IV. Keine Hauptsporen vorhanden, sondern nur Konidien, die frei am Mycel oder in Lagern oder Gehäusen (Pycnidien) gebildet werden; Nebenfruchtformen der Ascomycetes und Basidiomycetes . . . . . 4. Formklasse **Fungi imperfecti**
    - A. Konidien in Pycnidien gebildet . . . . . 1. Reihe **Sphaeropsidales**  
(*Sphaerioidaceae, Nectrioidaceae, Leptostromataceae, Pycnothyriaceae, Excipulaceae.*)
    - B. Konidien in lagerartigen Gehäusen gebildet . . . . . 2. Reihe **Melanconiales**  
(*Melanconiaceae.*)
    - C. Konidienträger einzeln stehend oder zu Koremien vereinigt oder in lagerartigen Polstern zusammengeschlossen . . . . . 3. Reihe **Hyphomycetes**  
(*Mucedinaceae, Dematiaceae, Stilbaceae, Tuberculariaceae.*)
  - V. Bislang keinerlei Sporen oder Konidien bekannt, nur aus Mycel bestehend  
**Mycelia sterilia.**

## V. Verbreitung der Pilze.

Die Zahl der bekannten Pilze ist sehr groß. Die niederen *Phycomycetes* dürften etwa 500 Arten umfassen, die im Wasser teils saprophytisch, meist aber auf anderen Wasserpflanzen, besonders Algen leben. Für die *Oomycetes* nimmt man etwa 200 Arten an. Unter ihnen finden wir Saprophenen im Wasser und auf feuchtem Boden sowie Parasiten, die im Boden leben und junge Keimpflanzen befallen. Bekannt ist in dieser Hinsicht *Pythium Debaryanum*, das das Umfallen der verschiedensten Keimpflanzen bedingt (sogenannter Wurzelbrand, Keimlingsbrand). Die *Zygomycetes* umfassen etwa 300 Arten, die meist Saprophenen, zum Teil auch Parasiten sind und oft auf Pilzen der eigenen Ordnung schmarotzen (so *Chaetocladium* auf *Phycomyces, Mucor* und anderen). Eine riesige Klasse bilden die *Ascomycetes* mit etwa 16 000 Arten. Sie sind teils Parasiten, so besonders Angehörige der *Plectascales* (*Erysiphe*, der echte *Mehltau*), teils leben sie saprophytisch auf Pflanzen, Tieren (z. B. *Cordyceps*), teils als Humusbewohner, insbesondere die *Tuberales, Helvellales* u. a. Manche der *Tuberales* beteiligen sich an der Mykorrhizabildung (s. diese). Die *Basidiomycetes* stellen eben-

falls eine sehr umfangreiche Klasse der Pilze dar, mit etwa 14—15 000 Arten, wovon auf die *Uredinales* etwa 1500—2000 Arten entfallen, auf die *Ustilaginales* etwa 500 Arten. Diese beiden Reihen sind wirtschaftlich von größerer Bedeutung, da sie zu den gefährlichsten Erregern von Pflanzenkrankheiten gehören (vgl. nächstes Kapitel). Die *Auriculariales* sind artenarm (etwa 50), ebenso die *Tremellales* (etwa 100). Die Hauptmasse der *Basidiomycetes* stellen die *Hymenomycetes* mit etwa 10—12 000 Arten dar. Unter ihnen finden sich zahlreiche wichtige Speisepilze, aber auch wichtige Schädlinge der Forstpflanzen und des Nutz- und Bauholzes (*Phomes*-Arten, Hallimasch, Polyphoraceen-Arten; Hausschwamm). Die *Gastromyces* umfassen etwa 1200 Arten und leben größtenteils im Erdboden, teils unterirdisch, teils oberirdisch, oder anfangs unter- und später oberirdisch. Manche von ihnen sind in der Jugend essbar, doch ist der Wert nicht groß. So beläuft sich die Gesamtzahl der *Eumycetes* auf etwa 30 000 bis 35 000 Arten, ohne die zahllosen *Fungi imperfecti*, die größtenteils oder vielleicht ausschließlich Nebenfruchtformen der *Ascomyces* (und in einigen Fällen auch der *Basidiomycetes*) darstellen. Einige wenige Pilze sind bis heute nur im Mycelstadium bekannt und man hat solche als „Sterile Mycelien“ beschrieben. Bei manchen von ihnen sind inzwischen die zugehörigen Hauptfruchtformen gefunden worden (Rhizomorphen vom Hallimasch usw.).

**Geographische Verbreitung der Pilze.** Hinsichtlich der geographischen Verbreitung der Pilze lassen sich kaum allgemein gültige Gesetzmäßigkeiten ableiten, so daß wir uns darauf beschränken müssen, einen kurzen Überblick über das hauptsächliche Vorkommen einzelner Reihen oder Familien zu geben. Im übrigen muß auf die einzelnen Spezialarbeiten dieses Werkes verwiesen werden.

Die *Chytridiales* unter den *Phycomyces* sind in ihrer Hauptmasse aus Mitteleuropa bekannt, einige Arten aus Nörd- und Südamerika, einige finden wir als Algenbewohner in den Ozeanen. Die *Ancylistaceae* sind fast nur aus Mitteleuropa bekannt, was wohl auch seinen Grund mit darin hat, daß in anderen Kontinenten die Pilzflora nicht so durchforscht ist wie in Europa; bei späterer Erweiterung unserer Kenntnisse wird sich auch zweifellos in anderen Kontinenten eine größere Anzahl nachweisen lassen. Die *Saprolegniaceae* sind ebenfalls vorwiegend aus Mitteleuropa und Nordamerika bekannt. Unter den *Monoblepharidinae* sind die meisten *Monoblepharidaceae* aus Mitteleuropa, die *Blastocladiaceae* hauptsächlich aus den Tropen bekannt. Die *Peronosporaceae* kennen wir hauptsächlich aus Europa und Nordamerika. Manche Arten sind nur aus Nordamerika bekannt, einige Arten, wie z. B. *Albugo candida*, wurden bis in den höchsten Norden beobachtet; einige kommen auch in den Tropen Südamerikas vor. Viele Arten sind kosmopolitisch, so *Plasmopara nivea* und *Albugo candida*. *Plasmopara vitis* wurde von Nordamerika nach Europa verschleppt. Von den *Mucorineae* sind einige Arten über die ganze Erde verbreitet, wie *Mucor Mucedo* und *Rhizopus nigricans*; andere Arten sind vorwiegend auf Mitteleuropa beschränkt. *Choanephora* ist aus den ostindischen Tropen, *Syncephalastrum racemosum* aus Japan bekannt. Von den *Entomophthoraceae* leben viele Arten in Europa und Nordamerika, manche sind für letzteres Gebiet spezifisch.

Die *Hemiasci* sind meist in Europa verbreitet; *Protomyces macrosporus* ist aus Nordafrika und N-Amerika bekannt, *Dipodascus* aus den südamerikanischen Tropen. Die Gärungshefen sind wohl in allen Teilen der Erde heimisch, einige Arten auf bestimmte Kontinente beschränkt. Die *Taphrinales* scheinen als hauptsächliches Verbreitungsgebiet Europa zu besitzen, einige kennen wir aus Nord- und Südamerika, einige, so *Taphrina Cor-Cervi*, aus Australien, *Taphr. Laurencia* aus Ceylon. *Ascocorticium* kommt in Mitteleuropa und Nordamerika vor. Die *Helvellales* sind kosmopolitisch, ebenso die *Pezizales*, die aber auch im hohen Norden und in den Tropen zu Hause sind; die *Cyttariaceae* scheinen auf die südliche Halbkugel beschränkt zu sein. Die kosmopolitischen *Phacidiaceae* sind aus den Tropen nur wenig bekannt. Die *Plectascales* sind zum Teil ebenfalls über die ganze Erde verbreitet, wie z. B. *Penicillium „crustaceum“*; in ihrer überwiegenden Mehrzahl kommen sie in Europa vor, *Meliola* in den Tropen. Die *Myriangiales* sind auch aus Australien und Neuseeland bekannt. Die parasitischen *Pyrenomycetes* sind an das Vorkommen ihrer Wirtspflanzen gebunden,

viele Arten sind kosmopolitisch. Die *Erysiphaceae* und die saprophytischen *Perisporiaceae* finden wir hauptsächlich in den gemäßigten Zonen, die parasitischen *Perisporiaceae* meist in den Tropen; ebenso sind die *Microthyriaceae* auf die Tropen beschränkt. Von den *Hypocreales* haben *Hypomyces*, *Claviceps* und *Nectria* ihr Hauptverbreitungsgebiet in der nördlichen gemäßigten Zone, *Hypocrella* und *Cordyceps* fast ausschließlich in den Tropen. Die *Dothideales* sind zumeist tropisch und nur wenige sind in der nördlichen gemäßigten Zone verbreitet. Die *Pleosporaceae* kommen überwiegend in der nördlich gemäßigten Zone vor, die *Xylariaceae* hauptsächlich in den Tropen, mit Ausnahme einiger kosmopolitischer Arten. Das Verbreitungsgebiet von *Tuber melanosporum* (Perigordtrüffel) fällt ungefähr mit dem von *Vitis vinifera* zusammen (40.—48.° nördliche Breite); andere *Tuber*-Arten reichen weiter nach Norden, so *Tuber aestivum* nach Dänemark, *T. maculatum* nach Schweden, *Hydnoria*-Arten bis Finnland. In Nordafrika treten an Stelle der *Tuberaceae* die *Terfeziaceae*. Auf die Tropen beschränkt ist *Peltiomycetes*, auf Europa *Balsamia*, auf Nordamerika *Piersonia*. *Tuber melanosporum* kommt noch in großen Höhenlagen vor, so in den Apenninen bis zu 1500 m Höhe, während die allermeisten Arten der *Eumycetes* auf niedrige und mittlere Höhenlagen beschränkt bleiben.

Die Arten der *Ustilaginales* sind fast über das gesamte Vegetationsgebiet verbreitet, aber vielfach mit einzelnen Rassen auf einzelne Kontinente, Länder oder noch kleinere Gebiete beschränkt. Stets fällt ihre Verbreitungsgrenze mit der ihrer Wirtspflanzen zusammen, so daß das Vorkommen der letzteren jenes der Brandpilze bestimmt. Soweit es sich um Parasiten an Kulturpflanzen handelt, hat der Mensch auf die Verbreitung der Brandpilze einen wesentlichen Einfluß, sowohl durch die Ausdehnung des Anbaues der betreffenden Kulturpflanzen, als auch durch die Auswahl brandresistenter Sorten. Andererseits arbeiten jedoch auch die Brandpilze dem regulierenden Einfluß des Menschen entgegen, indem neue Rassen auftreten, die plötzlich auch resistente Sorten befallen können. Derartige physiologische Brandpilz-Rassen kennt man in größerer Anzahl, so von *Ustilago Avenae* 11, von *Ust. Tritici* 7 und von *Tilletia Tritici* 11. Besonders groß ist die Zahl der physiologischen Rassen bei den *Uredinales* (Rostpilzen). Von *Puccinia graminis* f. *Tritici* sind etwa 150, von *P. triticina* etwa 90, von *P. coronata* 40 und von *P. glumarum* f. *Tritici* etwa 30 physiologische Rassen bekannt.

Die Verbreitung der *Uredinales* läßt vielfach den Einfluß geologischer Geschehnisse erkennen, durch die in früheren Erdperioden einzelne Gattungen oder Arten auf einzelne Kontinente isoliert wurden. So kommt *Uromyeladium* nur in Australien vor. Andere Arten sind in ihrem Vorkommen durch klimatische Faktoren gebunden, wie z. B. *Hamaspore*, die nur in den Tropen vorkommt. Wieder andere Rost-Arten wanderten am Ende der Eiszeit mit dem Rückgang des Eises nach Norden oder in Gebirge ab, so z. B. *Puccinia septentrionalis*, *Uromyces carneus* u. a. Dieses Abwandern erfolgte in Zusammenhang mit dem Abwandern der zugehörigen Wirtspflanzen in alpine oder arktische Gebiete. Doch gibt es eine Anzahl von Rostpilzen, die ebenfalls in arktische oder alpine Gebiete abgewandert sind, ohne daß sie durch das Abwandern ihrer Wirtspflanzen dazu gezwungen worden wären, die zwar in die vom Eise freigegebenen Gebiete eingedrungen sind, aber auch noch in den ehemaligen Gebieten erhalten blieben. Zu dieser Gruppe von Rostpilzen gehören beispielsweise *Puccinia gigantea*, *Pucc. Geranii-sylvatici* u. a. Die Rost-Flora Europas stimmt in gleichen Breitengraden mit jener Westasiens und Nordamerikas größtenteils überein, doch ist in N-Amerika die Zahl identischer Arten bzw. Gattungen wesentlich geringer als in W-Asien. Dabei weisen der Norden und die Gebirge N-Amerikas den größten Prozentsatz der mit Europa identischen Arten auf, während der südliche Teil N-Amerikas mehr Rostpilze aufweist, die für S-Amerika charakteristisch sind. Japan besitzt ebenfalls eine größere Zahl von *Uredineen*, die aus Europa und Amerika bekannt sind, besonders aus der Gattung *Coleosporium*. Die Tropen Amerikas weisen eine besonders hohe Zahl von heimischen Arten auf. Australien ist arm sowohl an Gattungen wie Arten. Afrikas *Uredineen*-Flora zeigt viele Wesensgleichheiten mit jener Asiens (einschl. des Indischen Archipels und der Philippinen), z. B. *Coleosporium Clematidis*, *Sphaerocephragmium*, *Hamaspore* usw. *Sphaerocephragmium* hat in westlicher Richtung Brasilien

erreicht. Manchmal sind nicht die gleichen Arten den beiden Kontinenten Afrika und Amerika gemeinsam, sondern sehr nahe verwandte Arten, von denen jedoch ein Teil in Wirklichkeit identisch sein dürfte. So finden wir im Kapland *Ravenelia Macowaniana*, in Amerika *R. Hieronymi*. Dabei sind einander entsprechende Arten fast genau in den gleichen Breitengraden zu finden.

Eine wichtige Rolle für das Vorkommen der Rostpilze — wie überhaupt für parasitische Pilze — spielt die Verschleppung durch Kulturpflanzen. So wurde *Cronartium ribicola* mit der Weymouthskiefer um die Jahrhundertwende von Europa nach Nordamerika verschleppt und hat sich dort rasch verbreitet. Die in Chile heimische Art *Puccinia Malvacearum* wurde um 1870 nach Spanien verschleppt und hat sich von hier aus in wenigen Jahren über ganz Europa verbreitet.

Die *Auriculariales* lieben wegen der gallertigen Konsistenz ihrer Fruchtkörper Standorte mit großer Feuchtigkeit und sind in ihrer Hauptmasse in den regenreichen Tropen und Urwäldern verbreitet, und nur wenige Arten sind kosmopolitisch. In Europa kommen etwa 60 Arten vor, unter denen *Hirneola Auricula-Judae*, *Exidia glandulosa* und *Calocera viscosa* besonders weit verbreitet sind, während die krustige *Auricularia mesenterica* vor allem in den Gebirgen heimisch ist. Die *Hymenomycetes* sind mit Ausnahme der Wüsten und der polaren Gebiete über die ganze Erde verbreitet. Im Norden ist ihre Arten- und Individuenzahl gering. Eine Anzahl von Gattungen und Arten ist auf die Tropen beschränkt. Den größten Artenreichtum weisen die gemäßigten Zonen auf. Eine Anzahl von Arten finden wir sowohl im gemäßigten wie im tropischen Klima. Die *Exobasidiaceae* kommen vor allem in den gemäßigten Zonen vor, die *Hypocreaceae* hauptsächlich in Europa, desgleichen die meisten *Corticieae*, letztere besonders in Deutschland; *Thelephora* kommt fast in allen Ländern der Erde vor, desgleichen die *Cyphelleae*. Auch *Poria* und *Polyporus* sind mit mehreren Arten kosmopolitisch.

Die *Gastromycetes* sind größtenteils tropisch, sind jedoch auch in den gemäßigten Zonen noch stark vertreten. Teilweise reichen sie sogar weit zum Norden hinauf und *Calvatia cretacea* ist rein arktisch. Nach Norden hin nimmt ihre Arten- und Individuenzahl rasch ab. In dem extrem ariden Gebiet von Algerien kommt *Chondrogaster* vor; auch die *Tulostomataceae* leben vorzugsweise auf warmen und trockenen Standorten. Viele *Calostomataceae* kommen dagegen in den Tropen Asiens vor, während von den *Sclerodermatineae* nur wenige Formen aus den Tropen bekannt sind. *Calostoma Jung-huhnii* ist auf Sumatra, Celebes, Java und das Himalayagebiet beschränkt, *Cal. fuscum* auf Australien. Die Gattung *Battarea* weist zwei Artengruppen auf, von denen die eine sehr trockene und heiße Gebiete bevorzugt und auf die Wüsten und extremen Trockengebiete fast ausschließlich beschränkt ist, z. B. *B. Guicciardiniana* Ces., die in Zentralasien, Süd-Rußland, N-Afrika, Somaliland, Californien und Australien vorkommt; die andere Gruppe, z. B. mit der Art *B. phalloides* (Dicks.) Pers., bevorzugt gemäßigtes Klima und kommt in England, Frankreich, Italien, Ungarn, Sibirien und Südafrika vor. Ausgeprägt beschränkte Standorte weisen manche Arten der Gattung *Nidularia* auf. So findet sich *Nid. pisiformis* in Europa, *N. pulvinata* in N-Amerika, *N. australis* in S-Amerika und *N. Duriaeana* in N-Afrika und auf Ceylon. *Crucibulum vulgare* dagegen ist kosmopolitisch und kommt in Europa, N-Asien, N-Amerika, N-Afrika, Australien und Neuseeland vor.

Von den *Lycoperdaceae* ist die Gattung *Lycoperdopsis* bislang nur aus Ceylon, Java und Sumatra bekannt. Die Arten der Gattung *Calvatia* sind über die ganze Erde verstreut. *Lanipola* ist auf die südliche Halbkugel beschränkt (S-Afrika, S-Amerika); nur *Lan. yukonensis* ist von der nördlichen Halbkugel bekannt (Kanada). *Lycoperdon* ist kosmopolitisch, *Broomeia* auf S-Afrika beschränkt, *Bovista* ist hauptsächlich aus Europa bekannt, und nur wenige Arten kommen in N-Amerika und Australien vor. Die meisten *Geastraceae* sind kosmopolitisch.

Die *Phallineae* bevorzugen in ihrer überwiegenden Zahl feuchte Gebiete, doch kommen einzelne Arten auch auf extrem trockenen Standorten vor, so das xerophytische *Simblum texense* in Texas. Die meisten Arten sind Tropenbewohner, einige Kosmopoliten, andere sind auf kleinere Gebiete beschränkt, z. B. *Kalchbrennera* auf Kapland, Natal, Kamerun, Zambesigebiet und Angola, *Staheliomyces* auf Brit. Guayana und

Surinam. *Anthurus aseroeformis* Lloyd ist ursprünglich auf Australien und Neuseeland heimisch. 1920 wurde die Art erstmalig in Mitteleuropa, und zwar bei La Petite-Raon in den Vogesen festgestellt, 1932 auch bei Westhofen in den Vogesen und 1940 bei Karlsruhe. Wir haben die Erscheinung, daß ein australischer Pilz plötzlich in Mitteleuropa auftritt. Da der Pilz sich hier offensichtlich von La Petite-Raon ausbreiteite, so ist zu vermuten, daß der Pilz durch Baumwollprodukte nach hier verschleppt wurde, zumal Petite-Raon das größte Baumwollzentrum Frankreichs ist. Das milde Klima des Oberrheintales bildet offensichtlich für den Exoten eine gute Fortkommensmöglichkeit. Es sei nur erwähnt, daß im Oberrheintal eine Menge mittelländischer Pflanzen und auch Pilze nachgewiesen wurde, die man hier an sich nicht vermuten möchte. Die *Phallaceae Itajahya* kommt in Brasilien, Bolivien, Argentinien und in Palästina und Ägypten vor. Die *Secotiaceae* lassen drei Hauptverbreitungsgebiete erkennen: die Gattung *Elasmomyces* in Europa, *Secotium* hauptsächlich in Neuseeland und Australien, *Macowanites* in Californien. Freilich überschneiden einzelne Arten die einzelnen Verbreitungsgebiete, besonders in der Gattung *Secotium*. *Podaxis* ist vorwiegend tropisch.

Überblicken wir nochmals kurz das Gesagte, so läßt sich erkennen, daß — wenigstens nach den derzeitigen Kenntnissen — kaum zwischen einer borealen, gemäßigten, subtropischen oder tropischen Pilzflora unterschieden werden kann. Gerade Gattungen, die beispielsweise für tropische Gebiete spezifisch sind, durchbrechen mit einzelnen Arten ihr Verbreitungsgebiet und dringen mit diesen weit in die gemäßigten, ja selbst in die kalten Zonen vor. Andererseits ist aber bei Ausweitung unserer Kenntnisse damit zu rechnen, daß später doch größere Formenkreise gefunden werden dürften, die für bestimmte Zonen, vor allem für die tropischen und subtropischen, charakteristisch sind.

## VI. Ökologie der Pilze.

### Zitierte Literatur.

- Beyerinck in Bot. Centralbl. 104 (1907) 90. — Bernard, N., in Rev. gén. de Bot. 16 (1904) 405; L'évolution dans la Symbiose des Orchidées et leurs champignons commensaux, in Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 9, 1909. — Bothe, Fr., Ein neuer einheimischer Leuchtpilz, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 48, 1930. — Brown, W., On the germination and growth of fungi at various temperatures, in Ann. of Bot. 36, 1922. — Buchner, P., Tier und Pflanze in Symbiose, Berlin 1930. — Buller, A. H. R., Researches on fungi II, London 1922. — Burgeff, H., Die Wurzelpilze d. Orchideen, ihre Kultur u. ihr Leben in d. Pflanze, Jena 1922; Saprophytismus u. Symbiose, Jena 1932; Symbiose, in Handwörterb. Naturwiss. 9, 1934; Avitaminosis u. ihr Behebung durch Vitaminzufuhr, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 52, 1934. — Burges, A., The defensive mechanism in orchid mycorrhiza, in New Phytologist 38, 1939. — Christoph, H., Unters. über d. mykotrophen Verhältnisse der „Ericales“ u. d. Keimung d. Pirolaceen, in Beih. Bot. Centralbl. 38, 1921. — Curtis, J. T., The relation of specificity of orchid mycorrhizal fungi to the problem of symbiosis, in Amer. Journ. of Bot. 26, 1939. — Czapek, F., Z. Biologie d. holzbewohnenden Pilze, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 17, 1899. — Demeter, K., Über Plasmodiomyorrhiza, in Flora 116, 1923. — Fehér, D. u. Besenyér, Z., Unters. über d. Pilzflora d. Waldböden, in Erdészeti Kisér. (Forstl. Versuche) 35, 1923. — Fischer, Ed. u. Gäumann, E., Biologie d. pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze, Jena 1929. — Freisleben, R., Über exper. Mycorrhizabildung bei Ericaceen, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 51, 1933; Z. Frage d. Mykotrophie in d. Gattung *Vaccinium* L., in Jahrb. wiss. Bot. 80, 1934. — Friedrich, K., Unters. z. Ökologie d. höheren Pilze, in Pflanzforschung herausgeg. v. Kolkwitz, H. 22, Jena 1940. — Fromme, F. D., The culture of cereal rusts in the greenhouse, in Bull. Torr. Bot. Club 40, 1913. — Gassner, G. u. Straib, W., Über Mutation in einer biol. Rasse v. *Puccinia glum. Tritici*, in Ztschr. f. indukt. Abstamm. Vererbungslehre 63, 1932. — Gäumann, E., Die wirtschaftl. Bedeutung unserer wichtigeren Pflanzenkrankheiten, in Landw. Jahrb. d. Schweiz, 1927; s. unter Fischer; Der gegenwärtige Stand bot. Forschung in Zürich, in Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich 79, 1934; Der Einfluß d. Fällungszeit auf d. Dauerhaftigkeit d. Buchenholzes, in Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen 19, 1936; Über Wachstums u. Zerstörungsintensität, in Angew. Bot. 21, 1938. — Gilbert, J. H., Note on the occurrence of „Fairy Rings“, in Journ. Linn. Soc. 15, 1875. — Goeldi, Der Ameisenstaat, Leipzig 1911. — Greis, H. 1936, *Sordaria*, s. unter Sex. d. Ascomycetes. — Greis, H. u. Greis-Dengler 1940, *Rosellinia*, s. unter Sex. d. Ascomycetes. — Hansen, A. u. Lund, A., in A. Jørgensen, Die Mikroorganismen d. Gär-Industrie, Jena 1940. — Heim, R., Les Champignonnières des Termites et les grands Champignons d'Afrique tropicale, in Rev. Bot. Appl. et Agr. Trop. 20, 1940. — Heitz, E.,

Über intrazelluläre Symbiose b. holzfressenden Käferlarven I, in Ztschr. f. Morphol. u. Ökologie d. Tiere 7, 1927. — Henderson, M. W., A comparative study of the structure and saprophytism of the *Pyrolaceae*, in Contr. Bot. Lab. Univ. of Pennsylvania 5, 1919. — Hennig, E., Über pilzfreies *Lolium temulentum*, in Bot. Ztg. 1907; Die Bindung atmosph. Stickstoffes des pilzhaltigen *Lolium tem.*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 26a, 1908. — Höhnk, W., Ein Beitrag z. Kenntnis d. Phycomyceten d. Brackwassers, in Kieler Meeresforschungen 3, 1939. — How, E. J., The Mycorrhizal relations of Larch I, in Ann. of Bot. N. S. 4, 1940. — Hutton, J., On certain natural appearances of the ground on the Hill of Arthur's Seat, in Trans. Roy. Soc. Edinb. 2, 1790. — Jahn, E., Die peritrophe Mycorrhiza, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 52, 1934; 2. Zur Phys. u. Biol. d. Begleitpilze, ebenda 53, 1935. — Killermann, S., Leuchtende Pflanzen u. Tiere, Regensburg 1905. — Kögl, Fr. u. N. Fries, Über d. Einfluß v. Biotin usw. auf d. Wachstum versch. Pilzarten, in Ztschr. physiol. Chemie 249, 1937. — Knudson, L., Non-symbiotic Germination of Orchid Seeds, in Bot. Gaz. 73, 1922. — Lihnell, D., Untersuch. über d. Mycorrhiza u. d. Wurzelpilze v. *Juniperus comm.*, in Symb. Bot. Upsal. 3, 1939. — Lundegårdh, H., Die Nährstoffaufnahme d. Pflanze, Jena 1932. — Magnus, W., Studien an d. endotrophen Mycorrhiza v. *Neottia Nidus-Avis*, in Jahrb. wiss. Bot. 35, 1900. — Melin, E., Methoden d. exper. Unters. mykotropher Pflanzen, in Abderhalde, Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Lieferung 455, 1936, u. die hier zit. — Melin, E. u. Lindberg, G., Über d. Einfluß v. Aneurin usw. auf d. Wachstum einiger Mykorrhizenpilze, in Bot. Notizen 1939. — v. Minden, M., Beitrag z. Biol. submerser Phycomyceten, in Falck, Mykol. Unters. u. Ber. 2, 1916. — Möller, A., Die Pilzgärten einiger südamer. Ameisen, in Bot. Mitt. aus d. Tropen, herausg. v. Schimper 6, 1893; Unters. über d. Wurzelbildung ein- und zweijähr. Kiefern im mäerk. Sandboden, in Ztschr. Forst- u. Jagdwesen 34/35, 1902/03. — Morstatt, H., Die wirtsch. Bedeutung d. Pfl.-Schutzes, in Sorauer, Handb. d. Pfl.-Krankheiten 6, 1. 1937. — Münnich, E., in Sorauer, Hdb. d. Pfl. Krankheiten. Die pflanzl. Schäd. 2. 1932. — Nestler, A., Z. Kenntnis d. Symbiose eines Pilzes mit d. Taumelloch, in Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 113, 1904. — Nobbe u. Hiltner, Die Landwirthsch. Versuchsstation 51, 1899. — Oliver, F. W., On *Sarcodes sanguinea* Torr., in Ann. of Bot. 4, 1890. — Peklo, J., Mykorrhizen nach neueren Unters., in Bull. intern. Acad. Sc. de Bohême 13, 1908; Neuere Beitr. zur Lösung des Mykorrhizaproblems, in Ztschr. f. Gärungsphys. 2, 1913. — Rayner, M. C., Obligate symbiosis in *Calluna vulgaris*, in Ann. of Bot. 29, 1915. — Rexhausen, L., Über d. Bedeutung d. ektotrophen Mycorrhiza f. d. höheren Pflanzen, in Coehns Beitr. Biol. Pfl. 14, 1920. — Samuowitzsch, M. M., Die Züchtung d. Waldpilze, in Sowj. Bot. 3, 1938(russ.). — Shantz, H. L. and Pieemeisel, R. L., Fungus Fairy Rings in Eastern Colorado, in Journ. Agr. Res. 11, 1917. — Stahl, E., Der Sinn der Mykorrhizabildung, in Jahrb. f. wiss. Bot. 34, 1900. — Stoll, K., Saprolegnieen aus d. Umgebung v. Greifswald, in Mitt. d. Nat. Ver. Neuvorpommern u. Rügen 63, 1936. — Stoppel, R., Pilze d. Pilzgärten v. *Atta sexdens*, in Planta 31, 1940. — Ternetz, C., Über d. Assimilation d. atmosph. Stickstoffes durch Pilze, in Jahrb. wiss. Bot. 44, 1907. — Wehmer, C., Vers. über d. Bedingung d. Holzansteckung u. -Zersetzung durch *Merulius IV*, in Mycol. Centralbl. 3, 1913—1914. — West, C., On *Stigeosporium Marattiacearum* and the mycorrhiza of the *Marattia*, in Ann. of Bot. 31, 1917. — Zellner, J., Chemie d. höh. Pilze, Leipzig 1907. — Zycha, H., Mykol. Grundlagen d. Champignonzüchtung, in Angew. Bot. 21, 1939.

a. Die wasserbewohnenden *Oomycetes* umfassen nicht nur Süßwasserbewohner, sondern auch Bewohner des Brackwassers der Meere (Höhnk 1939). So finden sich im Brackwasser der Kieler Förde *Ectrogella perforans*, *Pythium maritimum* u. a. Die seewärts gerichtete äußere Verbreitungszone der Pilze scheint mit dem allgemeinen Artenminimum zusammenzufallen, doch reichen die *Pythiaceae* noch weiter in die Salzwasserzone hinein. Im Bereich der Uferlinie finden sich unter anderen *Pythiogoton* und einige *Pythium*-Arten. Auffallend ist, daß bei den Brackwasser bewohnenden *Saprolegniaceae* die sexuelle Fortpflanzung zu fehlen scheint. Stoll (1936) fand in den Greifswalder Brackwasserteichen aber auch Formen, die ihre ganze Entwicklung im Brackwasser vollenden können, so *Saprolegnia dioica*, *Aphanomyces laevis* und *Achlya polyandra*. Das mag damit zusammenhängen, daß die Brackwassertümpel einen konstanteren Salzgehalt aufweisen als die offenen Uferlinien der Kieler Förde, wenn auch in den genannten Tümpeln der Salzgehalt höher ist (13—17‰), während er in der Kieler Förde im Bereich des Pilzvorkommens nur bis 7‰ aufweist. Die an sich geringe Individuen- und Formenzahl im Brackwasser dürfte mit dem stetigen Wechsel der Salzkonzentration und dem geringen Anpassungsvermögen der Pilze an neue Konzentrationen zusammenhängen. Die *Pythiaceae* sind dagegen sehr anpassungsfähig, wie *Pythium proliferum*, das bei einem Salzgehalt von 2,6—3‰ (Stoll), und *Py. marinum*, das im Meerwasser von 32‰ (Sparrow 1934) vorkommen kann. Letztere Art ist auch im mesohalinen Brackwasser noch sporulationsfähig. Echte Meeresbewohner sind *Pontisma lagenidoides* und *Ectrogella perforans*. Es mag auch daneben Formen

geben, die größere Salzkonzentrationen an sich vertragen würden, die aber durch ihren Parasitismus an bestimmte Algen und damit auch an bestimmte Salzkonzentrationen gebunden sind. Polyphage Parasiten, wie *Pythium Debaryanum* unter den Süßwasserbewohnern, besitzen zweifellos auch in dieser Hinsicht ein größeres Anpassungsvermögen. Freilich haben diesbezügliche Untersuchungen erst begonnen, so daß weitere Schlüsse nicht zulässig sind.

b. Die Süßwasserpilze sind in ihrem Vorkommen insofern Beschränkungen unterworfen, als sie fast ausnahmslos an freien Sauerstoff gebunden sind. Sie finden sich daher in Gewässern, in denen die Fäulnisprozesse nicht zu weit fortgeschritten sind. Nur einige Formen sind in der Lage, auch in sehr sauerstoffarmen Gewässern zu leben, so *Pythium proliferum* (v. Minden 1916) und einige andere Formen. In sehr zahlreichen Gewässern finden sich außer Algenparasiten nur wenige Pilze, da jene den Pilzen zu viel Sauerstoff wegnehmen sollen (?). Übermäßiges Bakterienwachstum hemmt ebenfalls das Pilzwachstum im Wasser. Die *Saprolegniaceae* hinwiederum leben auf toten Insekten und anderem tierischen Material im Wasser. Unter den *Diatomeen* und *Desmidaceen*, sowie *Conjugaten* verursachen manche Formen der *Chytridiales* große Seuchen.

c. Die obersten Bodenschichten, besonders der Wälder, sind bis zu einer Tiefe von 10—15 cm von Arten aus den Gattungen *Mucor* und *Penicillium*, sowie *Aspergillus* besiedelt. In feuchtem Boden finden sich zahlreiche *Pythium*-Arten, insbesondere *Pythium Debaryanum*, das das Umfallen von Setzlingen in den Forsten (besonders der *Pinus*-Arten) verursacht. Manche von diesen Pilzen dürften auch der peritropischen Mycorrhiza angehören (s. Mycorrhiza). *Pythium*-Arten sind als fakultative Parasiten auch in der Lage, an organischen Resten, besonders Pflanzenresten, zu leben und verhalten sich je nach der vorliegenden Nahrung als Parasiten oder als Saprophyten. *Mucor*-Arten beteiligen sich am Abbau der Proteine; manche Pilzarten sind auch in der Lage, Zellulose abzubauen (s. Holzzerstörung). Der größte Teil der *Ascomycetes* und *Basidiomycetes* lebt im Mycelstadium im Boden. Manche Formen leben dauernd unterirdisch, wie die meisten *Tuberales*, andere ragen jedoch bei der Fruchtkörperreife über den Boden heraus, so die meisten *Hymenomycetes* und *Gastromycetes*. Die stets hygogaeisch lebenden Formen zeichnen sich durch den knolligen Fruchtkörperbau aus, der als eine Anpassung an die hypogaeische Lebensweise aufzufassen ist.

a. Viele *Basidiomycetes*, aber auch *Ascomycetes*, wie *Morcheln*, besitzen die Eigenschaft der **Hexenringbildung**, d. h. ihre Fruchtkörper stehen in ringartiger Anordnung (vgl. Abb. 9). Diese Eigenheit erklärt sich aus der Wachstumsweise der Pilze. Das Mycel nimmt von einem bestimmten Punkt aus die Entwicklung auf und breitet sich konzentrisch aus. Nach innen stirbt das älteste Mycel allmählich ab, während das jüngere Mycel zur Fruchtkörperbildung schreitet, so daß die Fruchtkörper im Kreise angeordnet erscheinen, soweit sie durch besondere Bodenstrukturen oder Baumwuchs nicht gestört werden. Die Hexenringe werden von Jahr zu Jahr größer, da immer das alte Mycel abstirbt, während sich das jüngere weiter nach außen verbreitet. Doch sind die Ringe nicht immer einfach ausgebildet, sondern es können sich zwei benachbarte Ringe derselben Art gegenseitig überwachsen, so daß schön ausgeprägte Ringe nur selten zu sehen sind. Auch die alljährlich zu Milliarden entwickelten Sporen bilden neue Mycelien, die den Hexenring stören. In solchen Hexenringen zeigen sich ganz bestimmte Veränderungen der Pflanzendecke, die charakteristisch sind. Am Rande des Hexenringes (an der Außenseite) werden durch das Mycel Ammoniumverbindungen frei, die durch die Bakterien zu Nitratverbindungen umgearbeitet werden, die ihrerseits das Pflanzenwachstum stark stimulieren. In der Wachstumszone des Pilzringes selbst bildet das im lebhaften Wachstum befindliche Mycel eine dichte Decke unter dem Boden, wodurch das Aufsteigen des Wassers behindert wird, so daß hier die höheren Pflanzen zugrunde gehen. Daher kommt es, daß unmittelbar in dieser Zone ein Ring von abgestorbenen Krautpflanzen sich vorfindet, der durch die braune Färbung der abgestorbenen Pflanzen deutlich in Erscheinung treten kann. Gegen die Mitte des Hexenringes dagegen ändert sich das Pflanzenbild völlig. Hier ist das Mycel abgestorben und seine Zerfallsprodukte bedingen ein üppiges Pflanzenwachstum, so daß hier die

Pflanzen durch ihr sattes Grün auffallen, um so mehr als sie sich jeweils ringförmig an der Stelle des soeben abgestorbenen Mycels befinden. Im Mittelpunkt des Ringes selbst finden wir dagegen normalen Pflanzenwuchs, da hier die Mycelreste längst zerfallen und ihre Abbauprodukte von den Pflanzen verbraucht sind. Störungen in der Ausprägung der Hexenringe treten durch verschiedenen Wassergehalt des Bodens auf, so daß an einer Stelle die Fruchtkörper auftreten, wo genügend Wasser vorhanden ist, an anderen Stellen die Fruchtkörper infolge Wassermangels nicht zur Ausbildung gelangen (Hutton 1790; Gilbert 1875; Shantz & Piemeisel 1917; Buller 1922).

**b.** Der Wassergehalt des Substrates, so des Bodens und Holzes, spielt für die saprophytischen Bodenpilze eine bedeutende Rolle. Doch sind nicht alle gleich anspruchsvoll, so daß man xerophile und hygrophile Arten unterscheiden kann. Außerordentlich anspruchslos sind *Schizophyllum commune*, *Panus stipticus* und *Polyporaceen*-Arten, insbesondere aus den Gattungen *Polystictus* und *Polyporus*. *Schizophyllum*, das an abgestorbenem Laubholz wächst, kommt mit einer Wassermenge von nur 17% aus (bezogen auf das frische Holz), *Polystictus versicolor* mit 20% (Friedrich 1940). *Craterellus cornucopioides* (Totentrompete) soll auf Böden unter 30% Wassergehalt (bezogen auf das Gewicht des frischen Bodens) nicht vorkommen. Nach Friedrich soll für ein üppiges Pilzwachstum eine Feuchtigkeit von 25—40% nötig sein, während von 15—25% nur spärliches Pilzwachstum zu verzeichnen sein soll. Doch kann *Amanita* noch auf Böden mit 11% und *Lactarius vellereus* auf solchen mit 12% Feuchtigkeit vorkommen. Holzbewohnende saprophytische Pilze findet man in trockenen Jahren mehr als Bodenpilze, was darauf zurückgeführt werden kann, daß das Holz länger den nötigen Feuchtigkeitsgehalt aufweist. Die Niederschlagsmenge spielt für den Pilzreichtum eines Jahres eine ausschlaggebende Rolle. Trockener Herbst bedingt geringes Pilzwachstum. Kurzfristig von Regen unterbrochene warme Witterung ist für das Pilzwachstum das geeignete und verursacht ein förmliches „Aus dem Boden Schießen“ der Pilze. So findet man häufig nach einem starken Gewitterregen am nächsten Tage zahlreiche Pilze (Champignons, Steinpilze), während am Tage zuvor kein einziger zu sehen war. Warmes Wetter und länger anhaltender Regen führen oft zur Ausbildung von riesenhaften Fruchtkörpern. So wurde 1936 in der bayrischen Ostmark ein Steinpilz von einem Hutumfang von 75 cm und einem Gewicht von 3,8 kg gefunden. Bis zu 2 kg schwere Steinpilze sind nicht allzu selten. *Calvatia gigantea* bildet Fruchtkörper bis zu einem Durchmesser von 50 cm aus.

**c.** Im völligen Gegensatz zu dem hohen Wasseranspruch, den die meisten Pilze stellen, steht die hohe Wasserabgabe (Transpiration) der meisten Pilze bzw. deren Fruchtkörper. Vor dem Tropontod wird der Pilzfruchtkörper durch verschiedene Einrichtungen gesichert. Die fleischigen Arten besitzen einen so hohen Wassergehalt (bis zu 98% ihres Frischgewichtes), daß sie auch ohne Wasserzufuhr die kurze Zeit der Sporenbildung überdauern. So bilden die *Agaricaceae* und *Boletaceae* ihre Sporen nahezu gleichzeitig aus. Von Aufspannung des Hutes bis zur vollendeten Sporenbildung vergeht ohnehin nur eine kurze Zeit und der Vorgang ist in einigen Tagen beendet. Solange können die Pilze von ihrem eigenen Wassergehalt zehren. Zum Aufspannen des Hutes braucht z. B. *Lepiota procera*, der bekannte Parasolpilz, eine relativ hohe Luftfeuchtigkeit und ist bei einer solchen von 35—45% nicht in der Lage, den Hut aufzuspannen (Friedrich). Die Sporulation ist nicht an so hohe Luftfeuchtigkeit gebunden und findet auch bei niedriger Luftfeuchtigkeit statt, vorausgesetzt, daß der Hut schon aufgespannt ist. Durch einen einfachen Versuch kann man sich davon leicht überzeugen. Unter einen abgeschnittenen Hut einer braunsporigen Art legt man weißes Papier (oder unter weißsporigen Arten schwarzes Papier) und befestigt den Hut etwa 10 cm über dem Papier. Nach je einer Stunde wird ein neues Papier untergelegt. An den durch ihre Färbung sichtbaren Sporen auf dem Papier kann man verfolgen, daß die Sporulation in einem Raum von 30% Feuchtigkeit über einen Tag andauern kann, obwohl der Pilz schon weitgehend gewelkt ist. Außer dem großen Wassergehalt besitzen viele fleischige Pilze keinen Transpirationsschutz, der auch nicht nötig ist, da die Sporulation so ausgiebig ist, daß der Pilz in kurzer Zeit vertrocknen kann, ohne daß seine Erhaltung in Frage gestellt wird.

Andere Pilze besitzen dagegen Schutz gegen das Austrocknen. So haben die *Phomes*-Arten häufig eine holzige Struktur oder mindestens eine holzige Rinde. Ihr Wassergehalt ist dabei ohnehin schon gering gegenüber den fleischigen Formen. Andere Pilze, so *Schizophyllum*, besitzen an der Hutoberfläche einen dichten Haarüberzug von Hyphen, der über der Hutoberfläche windstille Räume schafft, wodurch das Austrocknen hintangehalten wird. Wieder andere Arten, besonders die *Marasmiaceae* (*Marasmius*, *Collybia*), haben eine eigene Stiel- und Hutrinde von knorpeliger Beschaffenheit, die ein Austrocknen weitgehend verhindert, was daraus hervorgeht, daß sie längere Trockenzeiten überdauern können und nach Wiedereintritt von Regen mit der Sporulation fortfahren. Ein weiterer Schutz gegen Austrocknen ist besonders für die Waldpilze der höhere Feuchtigkeitsgehalt der bodennahen Luftsichten. Auch ist die Luftfeuchtigkeit in größeren Waldbeständen größer als im Freiland oder in kleineren Gehölzen, die fast durchwegs sehr pilzarm sind, wenn nicht infolge vielen Grundwassers ein Pilzwachstum möglich ist. Der Bodenfeuchtigkeit kommt ohnehin die größere Bedeutung für die Pilze zu, eine größere als der Luftfeuchtigkeit. Dies läßt sich leicht veranschaulichen aus der Beobachtung, daß besonders in Fichtenwäldern oft auf größere Strecken hin keine Pilze wachsen, dann auf einem Raum von einigen qm Pilze stehen, und an einer anderen Stelle wieder Pilze fehlen, obwohl die Luftfeuchtigkeit annähernd gleich ist, wie Messungen ergeben. Für derartige Fälle kann nur das Grundwasser verantwortlich gemacht werden. Da die fleischigen Pilze keine Einrichtungen gegen übermäßigiges Transpirieren besitzen, so ist die Wasserabgabe in der Zeiteinheit gleich groß, da sie ja nicht reguliert werden kann. Nur am Schlusse, wenn der Fruchtkörper schon fast austrocknet ist, wird das Wasser zäher festgehalten (Adhäsion), so daß die nahezu gerade Transpirationkurve leicht konvex wird (gegen die Abszisse hin). Die Pilze verhalten sich daher in der Wasserabgabe wie leblose Körper. Wie Friedrich zeigte, ist die Transpiration auf der Hutunterseite bei *Agaricaceae* trotz der größeren freien Oberfläche nicht größer als auf der Hutoberseite. So hatte eine *Psalliota campestris* eine Hutoberfläche von 3220 qmm, während die Oberfläche der Lamellen sich zu 13 600 qmm berechnete. Trotzdem war die Wasserabgabe der Hutoberfläche (Gewichtsverlust an Frischgewicht) in der Zeiteinheit mit 4% größer als die der Hutunterseite mit 2,5%.

**d. Die Bodenbeschaffenheit** spielt für das Pilzwachstum eine wesentliche Rolle. Sandböden sind pilzärmer als Lehmböden. Auf ausgesprochen sandigen Böden und auch an der mageren Bodendecke über Felsen kommt z. B. *Tulostoma* vor, das auch dann noch gedeiht, wenn höhere Pflanzen kaum noch Fuß fassen können. So fanden sich auf einem Felsen an der Donau zahlreiche Fruchtkörper von *Tulostoma mammosum* (einige Tausende), während von höheren Pflanzen nur *Sedum spurium*, *Hieracium pilosella* und einige Gräser und von Flechten auch nur wenige Exemplare vorhanden waren. Die Bodendecke betrug kaum 5 cm und bestand größtenteils aus Sand. Sandige Böden bevorzugen auch einige *Boletus*- und *Telephora*-Arten, auch *Rhizina*-Arten. Lehmböden hingegen zeigen reiches Pilzwachstum und beherbergen viele größere *Ascomycetes* (*Macropodia*, *Helvella* usw.) und *Hymenomycetes* sowie *Gastromycetes*. Boden von kleiner Korngröße zeigt geringeren Pilzreichtum als größerer Boden, was mit dem Sauerstoffbedürfnis der Mycelien zusammenhängt. An die Bodenreaktion stellen die Pilze keine besonderen Ansprüche. Wohl bevorzugen die meisten leicht sauren Böden, doch gedeihen viele auch auf alkalischen Böden (*Tricholoma*-Arten u. a.). *Pythium Debaryanum* kommt in Böden von PH 3,5—9,5 vor. Die *Phallineae* bevorzugen saure Böden (PH etwa 5,0).

**e. Das Licht** spielt für die Pilze eine geringe Rolle. Die meisten Pilze kommen sogar mit sehr wenig Licht aus, andere benötigen überhaupt kein Licht, wie die Grubenpilze zeigen. Auch der Champignon, *Psalliota campestris*, besonders seine Kulturformen, können sich vollkommen ohne Licht entwickeln. Andere Formen wiederum stellen größere Lichtansprüche und sind vorwiegend auf die Lichtungen beschränkt, so vor allem viele *Hygrocybe*-Arten. Sehr anspruchslos bezüglich des Lichtes sind z. B. *Collybia radicata*, *Russula jellea*, *Amanita pantherina*, *Clitocybe laccata*, *Lycoperdon piriforme* und *L. gemmatum* (Friedrich), die noch bei einer Lichtmenge gedeihen, die etwa dem 150. Teil des Lichtgenusses unter freiem Himmel entspricht. Manche

*Lepiota*-Arten wiederum kommen nur in lichten Wäldern vor. *Coprinus*-Arten brauchen dagegen viel Licht, sonst vergeilen sie. *Sordaria* bildet in völliger Dunkelheit keine Fruchtkörper, doch reicht schon sehr kurze Belichtung aus, um Fruchtkörperbildung auszulösen (Greis 1936).

ç. Die Wärme hat für das Pilzvorkommen eine größere Bedeutung, vor allem die Bodentemperatur. Die Pilze sind ziemlich wärmeliebend. In einem kalten Herbst ist ihre Zahl gering, in einem warmen groß. Doch gibt es auch Pilze, die noch bis in den Spätherbst gedeihen. Dabei spielen die Bodentemperaturen eine merkliche Rolle. So fanden sich bei den Untersuchungen von Friedrich im November 1937 am Kahlenberg in Wien bei einer Bodentemperatur von + 2,5° nur 12 Arten von *Agaricaceae* und *Clavariaceae* vor, während in der gleichen Zeit im Kalksteingebiet von Mödling mit einer Bodentemperatur von + 6,5° 62 Arten gefunden wurden (hauptsächlich *Agaricaceae*, *Polyporaceae*, *Corticaceae*, *Gastromycetes* und einige *Helvellaceae*). *Boletus edulis* wurde vom Verf. 1935 noch im Dezember in mehreren Exemplaren unter dem Schnee (bayrische Ostmark) gefunden, die ins Zimmer gebracht normal sporulierten (Lufttemperatur - 7°). *Hypholoma fasciculare* findet man fast durch den ganzen Winter im sporulierenden Zustand an Holzstümpfen. Gegen den Spätherbst hin verschwinden die Pilze allmählich von der Bodenoberfläche; aber es lassen sich unter der Laubdecke noch zahlreiche Arten nachweisen, was auf die Wärmewirkung der Laubdecke zurückzuführen ist, unter der noch erhebliche Wärmtemperaturen sich feststellen lassen. Trotz dieser relativen Unabhängigkeit mancher Pilze von hohen Temperaturen findet sich in den Tropen und subtropischen Gebieten der größte Pilzreichtum. Andererseits reichen die Pilze auch bis in den hohen Norden, so *Lycoperdon*-Arten in Sibirien.

Im Waldboden finden sich außer den höheren Pilzen zahlreiche mikroskopische Pilze, wie die Untersuchungen von Fehér und Besenyér (1923) zeigen, die Böden aus Ungarn, Deutschland, Schweden und Finnland untersucht haben. Es ließen sich insgesamt 108 Arten nachweisen, unter denen die *Mucor*-, *Penicillium*- und *Aspergillus*-Arten am stärksten vertreten sind. Die beiden letzten Gattungen umfassen zahlreiche Formen, die Zellulose abbauen können. Die *Mucor*-Arten sind besonders für die Verarbeitung der Kohlehydrate bedeutsam. Das Maximum der Artenzahl fällt in die Sommer-, das Minimum in die Wintermonate. Ausschlaggebend ist nach ihren Untersuchungen die Bodentemperatur, die von der Bodenfeuchtigkeit wesentlich beeinflußt wird. Nach dem Norden Europas nimmt die Zahl der Bodenpilze zu (parallel mit dem Bakterienreichtum), was auf die saure Reaktion des nordischen Bodens zurückgeführt wird. Vertikal nimmt dagegen die Zahl der Pilze rasch ab, was mit dem großen Sauerstoffbedürfnis der Pilze zusammenhängt. Es zeigte sich auch für diese Pilze, daß sie hinsichtlich der Azidität und des Wassergehaltes ziemlich große Schwankungen vertragen können, so daß die größte Mehrzahl dieser Pilze kosmopolitisch ist.

d. Die Pilze des Waldbodens leben nicht nur saprophytisch, sondern es gibt noch eine Anzahl von Pilzen, die mit anderen Pflanzen in Symbiose leben. Das mit den Wurzeln von Phanerogamen in Symbiose lebende Pilzgewebe nennt man *Mycorrhiza*; man unterscheidet drei Hauptformen, die peritrophe Mycorrhiza, die ekto-trophe und endotrophe.

α. Die lockerste ist die peritrophe Mycorrhiza. Sie kennzeichnet sich dadurch, daß die Pflanzenwurzeln von einer Pilzschicht umgeben sind, die man Rhizosphäre nennt (Jahn 1934, 1935). Die Pilze dringen nicht in die Pflanzenwurzeln ein, sind aber eng mit ihnen vergesellschaftet. Die Pilze der peritrophen Mycorrhiza gehören den *Mucoraceae*, *Penicillieae*, *Fungi imperfecti* und den *Basidiomycetes* an. Bekannt ist die Tatsache, daß höhere Pflanzen in reinem Humus nicht oder nur kümmerlich wachsen, wenn Pilze fehlen, die ihrerseits im Humus wachsen und aus dem Humus Stickstoffverbindungen gewinnen können. Die peritrophen Pilze dürften teils Symbionten, teils Saprophyten sein; ob auch Parasiten sich darunter befinden, ist fraglich. Soweit bestimmte Pilze nur in der Rhizosphäre vorkommen, können sie keine echten Saprophyten sein, sondern sie müssen in einem lockeren Symbioseverhältnis zur Pflanze stehen. Jahn unterscheidet drei Gruppen von peritrophen Mycorrhizen. In der ersten Gruppe auf Humus dürfte die Symbiose der N-Gewinnung dienen, und die peritrophen

Pilze stellen den für die Mineralaufschließung nötigen Säuregrad her. Bei der zweiten Gruppe, den mykotrophen Pflanzen, Ganz- oder Halbsaprophyten ist die Beteiligung von peritrophen Pilzen noch unbekannt. Bei der dritten Gruppe tritt der Humus völlig zurück, und die peritrophe Mycorrhiza dient der Herstellung eines günstigen Säuregrades in der Rhizosphäre. Endlich kann der Humusgehalt so niedrig werden, daß der Pilz sich selbst nicht mehr ernähren kann und daher zum Parasitismus übergeht. In der dritten Gruppe stellen die peritrophen Pilze „Säurepuffer“ dar. Es läßt sich in künstlicher Kultur zeigen, daß die Pilze der Rhizosphäre ein kräftiges Säuerungsvermögen besitzen. So drückt z. B. *Polyporus annosus*, der in der Rhizosphäre lebt, das Anfangs- $P_H$  eines Nährbodens von etwa 6,3 auf etwa 2,8 herunter, eine typische Eigenheit der peritrophen Pilze. Möller (1902/03) zeigte, daß junge Kiefern, die in steriles Sand angezogen werden, dann aber in eine Bodenschicht mit Wurzel-Mucoren einwachsen, sich sofort mit einer Pilzhülle umgeben und dann gesund weiterwachsen. Für die beiden Pilze *Zygorhynchus heterogamus* und *Mucor Ramannianus* gelang es ihm nachzuweisen, daß sie nicht an der Bildung einer ektotrophen Mycorrhiza beteiligt sind und daß sie in den N-armen Böden als N-Assimilanten nicht in Frage kommen; sie sollen aber für Mineralböden von Wichtigkeit sein. Diese Pilze müssen daher der peritrophen Mycorrhiza angehören. Auch die *Penicillieae* sollen nach Jahn nicht an der ektotrophen Mycorrhiza, jedoch regelmäßig an der Bildung der peritrophen Mycorrhiza teilnehmen. Bei vielen *Basidiomycetes*, die an das Vorkommen von Bäumen gebunden sind, wird ein großer Teil ebenfalls nur der peritrophen Mycorrhiza angehören, nicht der ektotrophen, zumindest jene Pilze, die an mehreren Bäumen eine Mycorrhiza bilden. So kommt *Amanita muscaria* an Birke, Fichte, Lärche und Kiefer vor. Andererseits gibt es auch Bäume, die mehrere Wurzelpilze aufweisen. Die Birke kommt mit Arten von *Amanita*, *Boletus*, *Lactarius*, *Russula* und *Telamonia* vor, wovon sicher nicht alle eine ektotrophe Mycorrhiza mit der Birke bilden, sondern die meisten nur eine peritrophe. Je nach der Bodenreaktion ist die Zusammensetzung der Rhizosphären eine verschiedene, wie die Untersuchungen von Jahn an Buchen-, Kiefern- und Fichten beständen einerseits auf Muschelkalk, andererseits auf Buntsandstein deutlich zeigten. So zeigt die Kiefer als Rhizosphärenpilze auf Muschelkalk *Boletus granulatus*, auf Buntsandstein jedoch *Boletus luteus*, *B. badius*, *B. variegatus*. Die Lärche auf Buntsandstein hat als Rhizosphärenpilz *Boletus elegans*, auf Muschelkalk *Boletus viscidus*. Doch findet sich *Boletus elegans* auch auf Kalk, wenn genügend Humus vorhanden ist. Die säureliebenden Pilze machen der Pflanze Stoffe zugängig, die ihr sonst verschlossen blieben, sowohl auf saurem Humus, wie auf sauren Mineralböden. In sauren Böden liegen die säureholden Pilze an der Außenseite der Rhizosphäre. So sind bei *Monotropa* in einem mittleren Boden die *Penicillieae* in der Außenschicht schwach, in einem sauren Boden dagegen stark entwickelt (Peklo 1908). *Boletus granulatus* dagegen ist kalkhold und auf kalkhaltigen Böden mit der Kiefer vergesellschaftet, er kann aber bei  $P_H$  4 nicht mehr leben. Die Bedeutung der Pilze für die mykotrophen Pflanzen zeigt ein Versuch von Freisleben (1933/34). Zieht man nämlich *Vaccinium*, das mit endotropher Mycorrhiza gut, ohne solche aber kümmerlich gedeiht, steril auf und setzt dann irgendwelche Bodenpilze hinzu, so tritt eine Wachstumsförderung ein, womit aber gezeigt ist, daß auch die peritrophe Mycorrhiza für die Pflanzen von Bedeutung ist. Welchen Nutzen der Rhizosphärenpilz aus dieser Symbiose zieht, ist noch unbekannt. Daß die Mycorrhizapilze atmosphärischen Stickstoff binden können, ist bis heute noch nicht bewiesen; wohl aber sind sie in der Lage, ihren Stickstoffbedarf aus dem Humus zu entnehmen.

β. Eine viel innigere Symbiose stellt die ektotrophe Mycorrhiza dar, die sehr weit verbreitet ist, und wahrscheinlich besitzen alle perennierenden höheren Pflanzen eine ektotrophe Mycorrhiza. Die Pilze dieser Mycorrhiza bilden um die Wurzeln ein dichtes Geflecht, das selbst den Vegetationspunkt der Wurzeln umspinnt. Auch ist die Symbiose nicht nur eine rein äußerliche, sondern die Pilze dringen in die Rindschicht der Wurzeln ein, wo sie ein dichtes Geflecht (sogenanntes Hartigsches Flechtwerk) bilden, und mit Haustorien auch in die Zellen eindringen, so bei *Monotropa*, Kiefern und Fichten (Peklo 1913), wo der Mycorrhizapilz in die Meristemzellen eindringt (Abb. 184). Allerdings werden die intrazellulären Hyphen mit der Zeit

resorbiert. Melin (1936) kommt auf Grund der Beobachtung, daß bei der Lärchen-Mycorrhiza der Pilz anfangs intrazellulär lebt, später aber durch Verdauung aus den Zellen verdrängt wird, zu der Ansicht, daß die ektotrophe Mycorrhiza aus der endo-

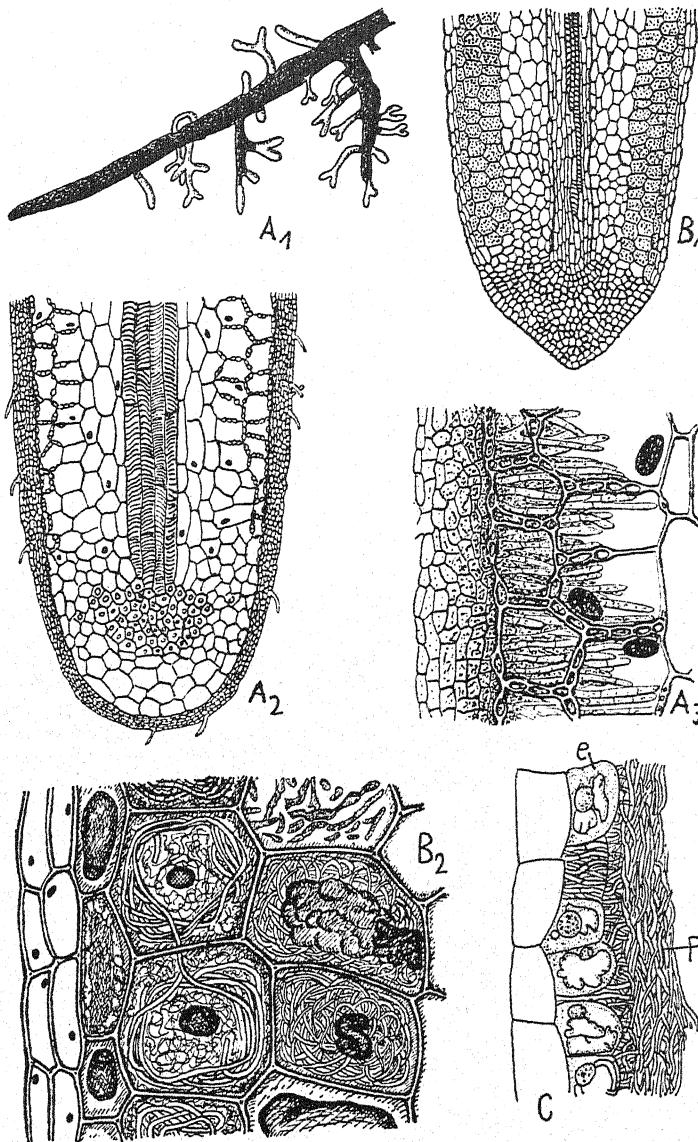


Fig. 184. *A* Mycorrhiza von *Pinus sylvestris*. 1 Gabelige Teilung der *Pinus*-Wurzelspitzen, sog. Gabelmycorrhiza. 2 Längsschnitt durch eine Wurzelspitze mit ektotroper Mycorrhiza. 3 Ein Teil aus 2 stärker vergrößert; vom äußeren Pilzmantel gehen Hyphen in die Rindenzellzwischenräume. *B* Endotrope Mycorrhiza von *Neottia*. 1 Längsschnitt durch eine Wurzelspitze von *Neottia*. 2 Stärker vergrößerter Ausschnitt aus 1. Die mittlere Zellschicht sind Pilzwirtszellen, in denen das Mycel erhalten bleibt, die äußere und innere Zellschicht sind sog. Verdauungszellen, in denen das Mycel abgebaut wird. *C* Teilschnitt einer Wurzel von *Sarcodes sanguinea* (Pirolaceae) mit ektotroper Mycorrhiza (*e* Epidermis der Wurzel, *P* Mycel des Pilzes). (*A* und *B* nach Magnus, *C* nach McDougal; *A* und *B* aus Bonner Lehrb. d. Bot.)

trophischen entstanden ist. Die ektotrophen Mycorrhizapilze dürften für ein und dieselbe Pflanzenart spezifisch sein. So kommt *Boletus luteus* in der Regel nur mit der Kiefer zusammen vor, *Boletus elegans* mit der Lärche, und Melin (1922) gelang es, mit den beiden Pilzen bei der zugehörigen höheren Pflanze eine Mycorrhiza synthetisch herzustellen. *Boletus elegans* konnte aber weder Kiefern noch Tannen infizieren.

Als äußeres Anzeichen der ektotrophen Mycorrhiza fehlen den höheren Pflanzen, die in Symbiose mit einem Pilz leben, die Wurzelhaare an den Wurzeln. Die Pflanzenwurzel hat daher ihre Verbindung mit der Umgebung verloren, und die Nährstoffaufnahme erfolgt nicht mehr durch die Wurzelhaare, sondern durch die Pilzhypfen. Die Hyphen nehmen die Nährstoffe aus dem Boden auf und geben einen Teil davon in die Pflanzenwurzel ab. Das Verhältnis, in dem der ektotrophe Pilz und die Pflanze zueinander stehen, ist verschieden. Bei den chlorophyllführenden Pflanzen ist es ein lockeres als bei chlorophyllosen. Vielleicht handelt es sich in vielen Fällen um weiter nichts als um einen leichten Parasitismus des Pilzes. Findet der Pilz im Boden nicht hinreichende Nahrung, so tritt der Parasitismus deutlich in Erscheinung, und die Pflanze wird vom Pilz so geschädigt, daß sie in vielen Fällen eingehetzt. Die höhere Pflanze scheint auch in vielen Fällen nicht auf den Pilz angewiesen zu sein, wie Versuche von Nobbe (1899) zeigen, dem es gelang, durch mehr als 20 Jahre Buchen, Fichten, Lärchen und Kiefern in humusfreiem Sande ohne Mycorrhizapilze in gutem Wachstum zu halten. Andererseits zeigte Melin, daß die jungen Pflanzen von Bäumen besser in Gegenwart eines Mycorrhizapilzes gedeihen, als ohne denselben. Nach den bisherigen Ergebnissen dürfte ähnlich wie bei der peritrophen Mycorrhiza der Pilz Luftstickstoff nicht assimilieren können. Wohl aber kann er seinen Stickstoffbedarf zum Teil aus dem Humus gewinnen. Melin konnte zeigen, daß die Pilze der Symbiose auf Nährböden mit Ammoniumsalzen und organischen Stickstoffverbindungen gut gedeihen können. Die Pflanze gibt ihrerseits an den Pilz Kohlehydrate ab, was Rexhausen dadurch wahrscheinlich gemacht hat, daß er zeigte, daß in den Hyphen des Mycorrhizapilzes reichlich Zucker und Glykogen zu finden sind, die größtenteils aus den Wurzelzellen der höheren Pflanze (z. B. der Fichte) stammen dürften, die reichlich Zucker enthalten. Ist der Boden reich an Kohlehydraten, so lockert sich das Symbioseverhältnis. Bei den Mycorrhizapflanzen ist der Gehalt an Stickstoff, Kali und Phosphor größer als in Exemplaren, die keine Mycorrhizapilze aufweisen. Daraus schließt Stahl (1900), daß der Pilz der Pflanze Aschensubstanzen liefert. Da das Verhältnis der beiden Symbionten je nach der Bodenbeschaffenheit, insbesondere nach dem Nährstoffgehalt, den der Pilz vorfindet, ein verschieden lockeres oder enges sein kann, so muß auf einem mittleren Boden das Symbioseverhältnis im Gleichgewicht stehen, und beide Partner werden Vorteile gewinnen. Ob der Pilz aus der Symbiose mit den chlorophyllfreien Pflanzen (*Monotropa*) einen Nutzen hat, oder ob ihn die Pflanze tributär gemacht hat, ist ungewiß. Beobachtungen von Rexhausen könnten darauf schließen lassen, daß der Pilz aus dem Humus Kohlenstoff und Stickstoff aufnimmt, sie der Pflanze zuführt und aus diesen mittels Haustorien einen Teil derselben als Eiweiß wieder entnimmt. Doch wäre auch in diesem Falle der Pilz der Vasall der Pflanze.

v. Die **endotrophe Mycorrhiza** ist sehr weit verbreitet und auch schon sehr lange bekannt und eingehend studiert. Die Pilze dieser Symbiose leben entweder interzellulär und entsenden in die Zellen der höheren Pflanze Haustorien, oder sie leben intrazellulär. Daneben gibt es auch eine lockere Form der endotrophen Mycorrhiza, indem der Pilz außen die Wurzel umgibt und nur in die Epidermiszellen der Wurzel eindringt. Für die beiden ersten Fälle ist charakteristisch, daß die höhere Pflanze eine Art Gleichgewicht zwischen sich und dem Pilz herstellt, indem in den Zellen der äußeren Wurzelzonen der Pilz gut gedeiht; dann wird aber seinem weiteren Vordringen nach innen eine Schranke gesetzt, indem in den nach innen liegenden Zellen der Wurzeln der Pilz verdaut wird (Abb. 184 B 2). Im dritten Falle, der hauptsächlich bei den *Ericaceae* verwirklicht ist, wird der Pilz in den Epidermiszellen nie verdaut, außer er dringt weiter nach innen. Die interzelluläre Mycorrhiza findet sich bei manchen *Allium*- und *Arum*-Arten, die intrazelluläre bei den *Orchidaceae*. Bei *Neottia* zeigte Magnus (1900), daß der Pilz in die Wurzeln eindringt, unterhalb der Epidermis die Zellen in-

fiziert und eine Schicht von dicht mit Hyphen erfüllten Zellen bildet. In den äußeren Zellen dieser Schicht gedeiht der Pilz sehr gut und bildet auch Hyphenknäuel aus, mit denen er wahrscheinlich überwintern und im nächsten Jahre neu infizieren kann. In den weiter innen gelegenen Zellen dagegen wird ein Teil der Pilzmasse von der Pflanzenzelle verdaut, und die Pflanzen haben zweifellos aus dem hohen Eiweißgehalt der Pilzhyphen einen besonderen Vorteil. Die nicht verdauten Reste der Hyphen werden im Innern der Zelle zu einem Klumpen zusammengefaßt und oft mit einer Art Membran (Zellulose?) umgeben. Hinsichtlich der Gewinnung von freiem Stickstoff durch die Pilze der endotrophen Mycorrhiza bestehen die gleichen Zweifel wie bei den anderen Mycorrhizaformen. Burgeff (1909) kommt zu dem Ergebnis, daß die Mycorrhzapilze der Orchideen keinen freien Stickstoff binden können; zum gleichen Ergebnis kommt Beijerinck (1907).

Die Samen der Orchideen enthalten einen undifferenzierten Embryo. Sät man Orchideen-Samen ohne Pilz aus, so beginnen sie zwar zu keimen und ergrünern auch, aber die Keimung wird nicht vollendet. Sät man sie jedoch mit dem Mycorrhzapilz der gleichen Art aus, so erhält man wohl ausgebildete Keimlinge. Eine Hyphe wächst in diesem Fall in die Endzelle des Suspensors und dringt in die Zellen des Keimlings ein. In jeder Zelle knäueln sich die Hyphen auf und dringen in eine andere Zelle ein. Inzwischen setzt beim Keimling die Bildung eines Protokorms mit Wurzel und Stengel ein. Der basale Teil des Protokorms zeigt unter der Epidermis mehrere Zellagen mit dem Mycorrhzapilz, der bei den Orchideen ausschließlich den *Basidiomycetes* angehört; nach Bernard (1904) handelt es sich um *Rhizoctonia*-Arten; Burgeff (1909) bezeichnete ihn als *Orchomyces*. Der Scheitel des Protokorms mit dem Meristem ist frei vom Pilz. Am oberen Teil des mantelförmigen Pilzgeflechtes besitzen die Zellen der Orchideen die Neigung, den Pilz zu verdauen, und es wird so eine allgemeine Verpilzung des Protokorms und der aus ihm hervorgehenden Pflanze vermieden. Die Wurzel der jungen Pflanze dringt aus dem Protokorm steril ins Freie und in den Boden ein, wo sie dann von dem Symbionten befallen wird. Manche Orchideen-Samen können auch ohne Gegenwart eines Mycorrhzapilzes keimen. So erhält man bei *Bletilla hyacinthina* schwächliche Pflanzen, die zwar lebensfähig, aber weniger vital sind, als wenn sie in Gegenwart von *Rhizoctonia* aufgezogen werden (Bernard 1909). *Cattleya* und *Laelia* kann man in kohlehydrathaltigen Nährösungen steril heranziehen (Bernard 1909; Knudson 1922), und man erhält gut ausssehende Pflänzchen, die jedoch langsamer wachsen, als wenn der Mycorrhzapilz anwesend ist. Die Nährlösung muß aber eine bestimmte Konzentration aufweisen, wie auch nachgewiesen ist, daß *Rhizoctonia* die Konzentration einer Nährösung, in der er wächst, erhöht. Möglicherweise wird durch den Pilz die Zellsaftkonzentration des jungen Keimlings erhöht, wodurch eine keimungsfördernde Stimulierung ausgeübt werden kann. Ein ähnlicher Reiz kann möglicherweise auch auf die Orchideen-Keimlinge (*Cattleya*) ausgeübt werden, wenn sie in einer Kohlehydratlösung von bestimmter Konzentration aufgezogen werden.

Welche Rolle die Pilze der endotrophen Mycorrhiza für die Pflanze spielen, ist noch nicht recht durchsichtig. Neuerdings zeigt Curtis (1939), daß viele der Pilzarten, die bei den Orchideen als Mycorrhzapilze nachgewiesen sind, auf mehr als auf einer bestimmten Art Mycorrhiza bilden können, und manche Orchideen (*Habenaria leucophaea*) beherbergen mehrere, verschiedene Arten angehörige Pilze. *Cypripedium*-Arten können ebenfalls bis zu drei *Rhizoctonia*-Arten als Mycorrhzapilze besitzen. Ferner zeigte er, daß ein Pilz, der aus einer bestimmten Orchidee isoliert wird, nicht notwendigerweise bei der neuen Samenkeimung wirksam zu sein braucht, sondern daß die neue Keimung von einem ganz anderen Pilz eingeleitet werden kann (ähnlich auch Burgeff). Es bestehen demnach keine spezifischen Beziehungen zwischen einer Orchideen-Spezies und einer bestimmten Pilzart. Ferner zeigte Burges (1939), daß manche Orchideen dem eindringenden Pilz einen erheblichen Widerstand entgegensetzen. Einmal werden die eingedrungenen Pilzhyphen von einer von der befallenen Zelle abgelagerten Kutinschicht eingesponnen und getötet und die Zellwände der angegriffenen Pflanze verdicken sich; zum anderen Male geht vom Wirtssplasma eine proteolytische Wirkung aus (*Orchis incarnata*, *Gymnadenia conopsea*). So konnten die Pilzhyphen mit Knollensaft zum Absterben gebracht werden, wobei der plasmatische

Inhalt der Hyphen gelöst wurde. Durch Mikropipettieren konnte die toxisch wirkende Substanz aus den Zellen isoliert werden, die in konzentrierter Form ebenfalls die Hyphen abtötete. Wurde die Substanz auf 60° C für 5 Minuten erhitzt, so verlor sie ihre Wirkung. Bei *Sarcocillus* beobachtete er, daß Rindenzellen von Luftwurzeln, die chlorophyll-führend waren, keine Pilze aufwiesen, und er schließt auf eine immunisierende Wirkung des Chlorophylls gegen den Pilz. Curtis betrachtet die Mycorrhizapilze der Orchideen als ausgesprochene Parasiten, zumal die Orchideen-Samen keimen können, wenn man ihnen Wuchsstoffe zuführt (z. B. bei *Cymbidiinae*). Auch Burgeff (1934) und Cappellett (1935) machen für die Orchideen-Keimung Vitamin B bzw. C verantwortlich.

Es sei erwähnt, daß eine Abhängigkeit des Pilzwachstums von Vitaminen besteht und Pilze, die ein für ihre Keimung oder ihr Wachstum notwendiges Vitamin oder einen Wuchsstoff nicht ausbilden können, nur dann wachsen können, wenn sie im Verein mit einem anderen Pilz wachsen, der den fehlenden Wuchsstoff oder das Vitamin ausbilden kann. So bildet der Baumwollparasit *Nematospora Gossypii* Aneurin, ist aber nicht in der Lage, Biotin auszubilden. *Polyporus adustus* bildet dagegen Biotin und kein Aneurin aus. Keiner der beiden Pilze ist in der Lage, in synthetischen Nährböden zu wachsen, wohl aber wachsen beide Pilze, wenn sie zusammen auf einen Nährboden gesetzt werden. Hier liefert offenbar der eine Pilz dem anderen Biotin, während dieser Aneurin liefert, wobei keiner von ihnen leben kann, wenn ihm einer der beiden Stoffe fehlt (Kögl und Fries 1937). Auch Melin und Lindberg (1939) zeigten, daß die Mycorrhizapilze in ihrem Wachstum durch Aneurin und Inositol stark gefördert werden. Aneurin hat auch für sich gute Wirkung, dagegen nicht Biotin und Inositol, auch nicht, wenn beide zusammen gegeben werden. Dagegen wirken die Stoffe in der Kombination Biotin und Aneurin sowie Aneurin und Inositol sehr gut. Nicht bekannt ist bisher, ob Aneurin unbedingt notwendig ist für das Wachstum der Mycorrhizapilze, oder ob diese nur stimuliert werden. Schon früher zeigte Melin (1925), daß von der Kiefer und Fichte Stoffe abgegeben werden, die noch in starker Verdünnung wachstumsfördernd auf die Mycorrhizapilze wirken. Man weiß heute, daß die Zellen der höheren Pflanzen Aneurin und Biotin enthalten, und diese beiden Stoffe dürften für die Stimulation des Mycorrhizapilz-Wachstums verantwortlich sein, wenn man beobachtet, daß durch Zugaben von Teilen der Wurzeln höherer Pflanzen in die Pilznährösung das Wachstum der Pilze stimuliert wird.

Bezüglich der Ernährung der Mycorrhizapilze in der Reinkultur läßt sich sagen, daß z. B. *Boletus elegans*, der Mycorrhizapilz der Lärche, Saccharose, Stärke und Pektin als Nährstoffe verwenden kann, nicht aber Zellulose und Lignin. Nitrate, Asparagin, Pepton und Gelatine können als Stickstoffquellen dienen, doch wird optimales Wachstum nur durch anorganische Ammoniumsalze erreicht. Die geeignete PH-Spanne beträgt 3,0—6,4 (How 1940).

Der Mycorrhizapilz des Wacholders (*Juniperus communis*) scheint ein *Phycomycet* zu sein. Er bildet in den Wirtszellen des Wurzelparenchyms blasige Auftreibungen (sogenannte Vesikel), die den Sporangienträgern der *Phycomycetes* ähnlich sehen, sowie baumartige Verästelungen (Arbuskeln), die den Haustorien mancher *Phycomycetes* ähneln. Zwischen den Arbuskeln treten noch blasige Anschwellungen zutage, die schon als Sporangien, von anderen als unverdaute Reste der Pilze gedeutet wurden. Demeter (1923) dagegen hält sie für Plasmaballen, die durch Plasmolyse aus den Hyphen ausgetreten seien. Burgeff (1932), der ähnliche Gebilde bei tropischen Orchideen beobachtete, nennt sie ursprünglich „ptyophage Mycorrhiza“, später „thamniscophage Mycorrhiza“ (1938). Nach Lihnell (1939) sind es aber bei *Juniperus* keine Plasmolyseprodukte, und sie entstehen erst, wenn die Arbuskeln schon in Auflösung begriffen sind. Die Reinkultur des interessanten Pilzes gelang bisher nicht. Neben ihm waren bei *Juniperus* noch andere Pilze in den äußeren Wurzelschichten vorhanden. Am häufigsten war das sogenannte *Mycelium radicis atrovirens*, das in der ektotrophen Mycorrhiza der Coniferen häufig zu beobachten ist (Melin). Eine *Rhizoctonia*-Form drang nach Überimpfen auf Wacholder-Wurzeln in diese ein und tötete sie ab. Manche der isolierten Pilze aus Wacholder-

Wurzeln konnten künstlich auf Wacholder übertragen werden und drangen ins Hypoderm ein, in keinem Falle aber konnten die Arbuskeln erhalten werden, da der fragliche Pilz sich nicht übertragen ließ. Der Arbuskeln tragende Pilz besitzt querwandlose Hyphen, so daß seine *Phycomyceten*-Natur ziemlich wahrscheinlich sein dürfte. Der größte Teil der *Juniperus*-Pilze scheint epiphytisch (identisch mit „peritroph“) zu sein, nur selten sind neben den eigentlichen Endophyten noch Hyphen anderer Pilze in den Wurzeln nachzuweisen. Unter Umständen dringt das Mycel mancher Stämme von *Mycelium radicum atrovirens* und auch von *Mycelium radicum Juniperi* in die Wacholder-Wurzeln ein. Neben diesen Pilzen wurde auch ein ektotroper gefunden, der wahrscheinlich dem *Mycelium nitrostrigosum* nahesteht (syn. *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge?). So sind die Verhältnisse der Wacholder-Mycorrhizen noch nicht voll geklärt.

Die Mycorrhiza der *Ericaceae* unterscheidet sich von jener der Orchideen dadurch, daß der Pilz mit der wachsenden Pflanze in den Vegetationsscheitel emporwächst, bis in die Blüten und Samenschale hinein. Die junge Pflanze wird bei der Keimung durch den Pilz infiziert. Die Mycorrhiza ist eine sehr innige, und es scheint der Pilz zur Keimung der Samen notwendig zu sein. Während bei den Orchideen die Mycorrhizapilze sicher keinen freien Stickstoff binden können, wäre es bei den Pilzen der *Ericaceen*-Mycorrhiza möglich, daß einige freien Stickstoff assimilieren können, was aber noch nicht sicher geklärt ist. Die Pilze werden von den Pflanzenzellen verdaut und liefern der Pflanze Eiweißstoffe. Welche Pilze im einzelnen als Mycorrhizapilze bei den *Ericaceae* in Frage kommen, ist noch nicht in allen Fällen sicher. Mit *Calluna* scheint eine *Phoma*-Art in Symbiose zu leben. Befreit man *Ericaceen*-Samen von der Schale und zieht sie steril an, so entstehen Pflänzchen, denen die Wurzeln fehlen. Die schwälichen Pflanzen wachsen sofort lebhaft, wenn man ihren Mycorrhizapilz hinzufügt (Ternetz 1907; Christoph 1921; u. a.). Das Symbioseverhältnis grenzt vielfach an einen leichten Parasitismus von Seiten des Pilzes, was daraus ersichtlich wird, daß virulente Stämme von *Phoma* schwäliche Pflanzen abtöten (Rayner 1915). Bei manchen *Ericaceae* scheint auch die Eizelle selbst vom Pilz infiziert zu werden. Von Interesse ist, daß bei den *Pyrolaceae* autotrophe und saprophytische Arten vorkommen. Je mehr der Saprophytismus zunimmt, um so mehr macht sich das Bestreben bemerkbar, eine Mycorrhiza herzustellen. Gleichzeitig geht Hand in Hand eine stetige Verkleinerung der Samen und eine schlechtere Endospermausbildung (Oliver 1890; Henderson 1919). Bei den apochlorotischen Pflanzen wird die Blütenbildung durch die Anwesenheit des Pilzes stimuliert.

Mycorrhizen finden wir auch bei den Prothallien der *Lycopodiaceae*. Es läuft unterhalb der äußeren Zellschichten eine mantelartige Myceldecke von einer Mächtigkeit von mehreren Zelllagen herum; bei anderen Arten besitzen auch die Wurzeln der blatttragenden Pflanze eine Mycorrhiza, ebenso bei *Selaginella*. Die Sporenkierung der *Ophioglossaceae* und *Lycopodiaceae* scheint von der Anwesenheit des Pilzes abhängig zu sein. Mycorrhizaführende Prothallien scheinen sich unterirdisch entwickeln zu können (Stahl 1900; West 1917). Bei den *Ophioglossaceae* und *Psilotaceae* besitzen sowohl Prothallien wie Sporophyten eine Mycorrhiza.

Auch bei Lebermoosen finden wir Mycorrhizen.

Die Giftigkeit von *Lolium temulentum* beruht auf einem Pilz in den Samen (Hennig 1907, 1908; Nestler 1904).

Außer den oben genannten Mycorrhizen gibt es noch zahlreiche andere, auf deren Aufführung hier verzichtet werden muß. Auch kann hier die Symbiose der Pilze mit den Algen, die sogenannten Flechten, nicht behandelt werden, und es sei auf den Band 8 dieses Werkes verwiesen, in dem diese Symbiose ausführlich behandelt ist.

δ. Nicht nur mit Pflanzen gehen die Pilze ein symbiotisches Verhältnis ein, sondern auch mit Tieren, so besonders mit Insekten. Bekannt sind die Pilzzuchten der Blattschneiderameisen, besonders die der Ameise *Atta sexdens*. Die Ameisen schneiden aus den Blättern von Pflanzen Stücke heraus und schleppen sie in ihren Bau. In sogenannten Pilzkammern schichten sie die Blattmassen brotlaibartig auf und züchten darauf Pilze (Abb. 185). Welche Pilze es im einzelnen sind, ist noch nicht

endgültig geklärt. Es ist auch noch umstritten, ob nur ein einziger, bestimmter Pilz von den Ameisen verwendet wird oder nicht. Nach den Untersuchungen von Stoppel (1940) scheinen mehrere Pilze in Frage zu kommen, so in erster Linie *Hypomyces Iposmoeae*, daneben aber offensichtlich auch verschiedene *Fusarium*-Arten, so *Fusarium oxysporum*, *F. oxysporum* var. *aurantiacum*, *F. angustum*, *F. Equiseti*, sowie *Verticillium candidum*, *Clonostachys Araucariae*. Nach ihrer Auffassung sollen die Pilze für die Symbiose nicht spezifisch sein, sondern mehr oder minder Zufallsvorkommisse. Wenn die Ameisenkönigin einen neuen Bau anlegt, so bringt sie den Pilz (oder die Pilze) in ihren Backentaschen mit. Die Pilze, die im einzelnen in Frage kommen, sind möglicherweise an das verwendete Blatt angepaßt, das die Ameisen in den Bau eintragen. In den Pilzrasen finden sich kleine kopfige Hyphenenden, sogenannte Kohlrabihäufchen, die durch den Verbiß der Ameisen als Wundreaktionen entstehen. Von den Pilzen leben die Ameisen. Ob außer den genannten Pilzen noch andere in Frage kommen, ist nicht sicher und wird von Stoppel nicht für möglich gehalten, soweit es *Basidiomycetes* betrifft. Demgegenüber hatte Möller (1893) festgestellt, daß er Schnallenmycelien in den Termitenbauten gefunden hat, und Goeldi (1911) gibt ein Bild wieder, auf dem deutlich zu sehen ist, wie aus einer Pilzkammer Pilze, und zwar *Agaricaceen* (*Rozites*?) hervorbrechen (Abb. 185). Neuerdings findet auch Heim (1940) auf Termitenbauten des tropischen Afrika die Fruchtkörper verschiedener *Agaricaceen*, so *Lepiota*-, *Collybia*-, *Lactarius*-, *Russula*- und *Boletus*-Arten. Ihre Mycelien ließen sich weit in die Termitenbauten hinein verfolgen. Daß es sich um die fraglichen Symbionten mit den Termiten handelt, ist damit freilich nicht bewiesen, da es ja nicht ausgeschlossen ist, daß die Pilze lediglich als Saprophyten im Termitenbau leben. Die Ameisen und Termiten sind von dem oder den Pilzen vollkommen abhängig und gehen ohne ihn zugrunde. Nach Stoppel sollen die Ameisen aus dem Pilz in erster Linie Eiweiß und Fett gewinnen, letzteres besonders aus *Hypomyces*, der bekanntlich bis zu 40% und mehr Fett in den Hyphen enthalten kann. Ob sie aber das Pilzchitin verwenden können, wie Stoppel annehmen möchte, muß sehr fraglich erscheinen. Der Pilz seinerseits erhält von den Ameisen alle für sein Gedeihen benötigten Stoffe durch die eingeschleppten Blätter zur Verfügung gestellt.

Die Pilze der Tiersymbiose dienen den Tieren aber nicht nur als Nahrung, indem sie diese in ihren Bauten züchten, sondern bei vielen Insekten, besonders den auf Holz lebenden, finden sich Pilze auch im Darm oder in eigenen Darmanhängen (Abb. 186). Es handelt sich dabei meist um hefeartige Pilze (Buchner 1921). Nach Giard (1888) soll in den Nieren der *Molguliden* (*Ascidien*) ein Pilz vorkommen, der den *Chytridiales* nahesteht und als *Nephromyces* bezeichnet wird. Bei *Molgula socialis* umspinnen sie die Konkretionen, die die Nieren erfüllen, mit einem feinen Mycel. Einige der Myceläste gehen zur Bildung von Sporangienträgern über, aus denen Zoosporen mit einer Geißel hervorgehen sollen. Gegen den Herbst zu sollen auch Zygosporen in den Tieren auftreten, die nach dem Winter im Tier auskeimen. Auch bei *Anurella* kommt ein ähnlicher Pilz vor. Bei den anderen Insekten sind die Pilze der Symbiose in der Regel hefenartig, so bei den holzfressenden Insekten usw. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Sowohl bei der Pilzzucht der Ameisen und den „*Ambrosia-pilzen*“ der Borkenkäfer, wie bei den im Tierkörper lebenden Pilzen ist ernährungsphysiologisch das gleiche Verhältnis vorhanden. Die Tiere bieten den Pilzen geeignete Wohnstätten und versorgen sie mit den nötigen Stoffen; die Pilze bauen

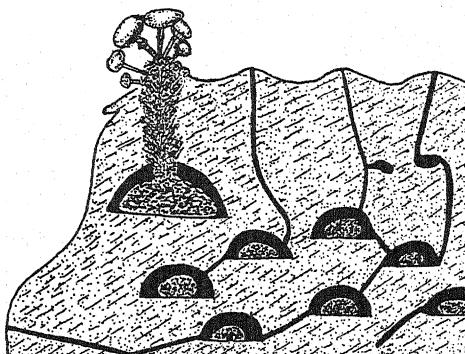


Fig. 185. Längsschnitt durch einen Bau der Blattschneiderameise (*Atta*) mit Pilzkammern; aus einer Kammer dringt ein Hupfzilz hervor (*Rozites*?). (Nach Goeldi.)

Zellulose ab und liefern den Tieren ihr Eiweiß und auch Fett als Gegenleistung. In manchen Fällen ist das Symbioseverhältnis noch nicht klar. Für gewöhnlich gelangen die Pilze in den Darm des Tieres und dienen dem Tier als Nahrung. In anderen Fällen werden Pilze nicht verdaut und leben im Darm, extra- oder intrazellulär, letzteres in besonderen Zellgruppen. Die Pilze gelangen entweder durch den Mund der Insekten in den Darm oder die aus der Eischale kriechenden Insektenlarven infizieren sich bereits mit den Pilzen (bei dem Käfer *Anobium*). In anderen Fällen erfolgt schon eine Infektion des Eies selbst, indem die Pilze zu diesem Zwecke die Zellen, in denen sie sonst leben, verlassen und unter Umständen vorübergehend das ganze Ei überschwemmen. Die Symbionten dringen dabei allseitig in den Eifollikel ein, entweder an bestimmten oder an beliebigen Stellen des Follikels. Während in manchen Fällen eine Übertragung durch das Ei nicht erfolgt, sondern sich die jungen Larven beim Auskriechen aus dem Ei mit den Symbionten beschmieren, werden in anderen Fällen die Symbionten durch das Ei übertragen. In vielen Fällen läßt sich nur sehr schwer entscheiden, welche Übertragungsweise vorliegt.

In systematischer Beziehung gehört ein Teil der in Insekten lebenden Pilze den *Saccharomycetes* an. Diese leben nicht in eigenen Organen (Mycetomen), sondern in Fettzellen oder frei in der Lymphe, oder in den Zellen des Mitteldarms. Die in den Lepidopteren gefundenen Symbionten sollen zu den *Isarieae*, die der *Culiciden*

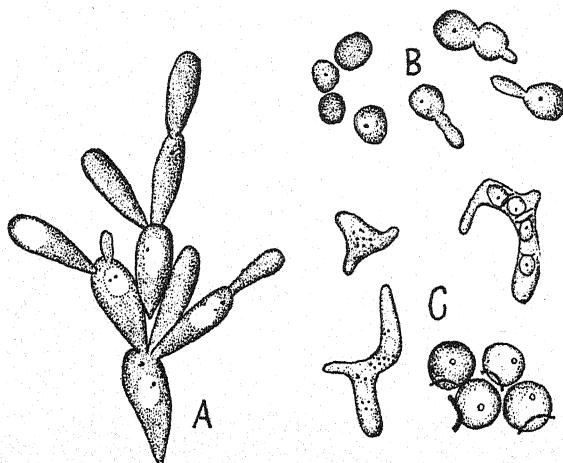


Fig. 186. Tiersymbiotische Pilze, in holzfressenden Insekten. A Pilz aus *Leptura rubra* (Wuchs auf Wurze). B Hefen aus *Ernobia Abietis* aus den Darmblindsäcken isoliert. C Hefen aus den Blindsäcken am Darmscheidenrohr von *Spondylis buprestoides* (Weibchen); eine Zelle mit Sporen; einzelne Sporen stärker vergrößert. (Nach Heitz.)

zu den *Entomophthoraceae* gehören. Im Tierkörper dürften die Pilze vor allem zum Aufbereiten von Nahrungsteilen dienen, die sonst dem Wirtstier verschlossen blieben. Auffallend ist, daß sehr viele im Holz lebende Käfer, so die Borkenkäfer, zahlreiche Symbionten in ihrem Körper besitzen. Wahrscheinlich dienen ihnen diese durch den Abbau der Zellulose und anderer vom Tier selbst nicht aufschließbarer Substanzen. Im einzelnen sind die Fragen noch nicht geklärt (Heitz 1927).

#### e) Nutzen und Schaden der Pilze.

Sehr viele Pilze spielen durch ihren Nutzen oder durch ihren Schaden eine wichtige Rolle. Unter ihnen sind zahlreiche Arten, die für die Technik von Bedeutung sind; andere stellen ein wichtiges Nahrungsmittel dar; wieder andere richten großen Schaden als Holzzerstörer oder als Pflanzenschädlinge bei unserem land-, forstwirtschaftlichen und gärtnerischen Kultur- und Zierpflanzen an. Im folgenden wollen wir einige Beispiele bringen.

a. **Pilze in der Technik.** Unter den technischen Pilzen sind die Hefen von größter Bedeutung. Hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung des Vegetationskörpers der Hefen ist zu sagen, daß sie zu etwa 75% aus Wasser und zu etwa 25% aus Trockensubstanz bestehen. Die Stickstoffverbindungen betragen etwa 60—70% der Hefen-Trockensubstanz, was einem N-Gehalt von rund 10% entspricht. Je nach Ernährung, Temperatur und Sauerstoffgehalt der Kulturen schwankt dieser Betrag

nicht unerheblich. Der Stickstoff setzt sich aus etwa 60% Eiweißstickstoff, etwa 30% Nukleoproteinen und etwa 10% Aminosäuren und Peptonen zusammen. Der Fettgehalt beträgt bei im Wachstum befindlichen Hefen etwa 3—5% des Trocken gewichtes; alte Zellen weisen höheren Fettgehalt auf, der von der Ernährung, insbesondere der Kohlehydrat ernährung und von der Sauerstoffzufuhr abhängt. Die Kohlehydrate setzen sich aus Glykogen (etwa 20—40%), aus Hemizellulosen und sogenanntem Hefegummi zusammen. Das Glykogen ist in der Quantität von der Kohlehydrat ernährung der Hefen abhängig und dient als Reservestoff, der bei Hungerzuständen allmählich aufgebraucht wird. An mineralischen Bestandteilen, die etwa 5—10% der Trockensubstanz betragen, stehen an erster Stelle Phosphorsäure (50% der Mineralien) und Kalium (etwa 30%). Nach einer Zusammenstellung von Hansen und Lund (1940) schwanken die einzelnen mineralischen Bestandteile in folgenden Grenzen:

$K_2O$	23,3—39,5 %	$Fe_2O_3$	0,06—0,7 %
$Na_2O$	0,5—2,26,,	$P_2O_5$	44,8—59,4,,
$CaO$	1,0—7,6,,	$SO_3$	0,57—6,38,,
$MgO$	3,8—6,34,,	$SiO_2$	0,92—1,88,,

Außer den genannten Stoffen enthalten die Hefen besonders die Vitamine B und etwas C. Der hohe Vitamingehalt spielt für die menschliche und tierische Ernährung eine wichtige Rolle. Von besonderer Bedeutung sind die Enzyme (vgl. auch Teil I). Bei den Hefen finden sich an Karbohydrasen die Saccharase, die Saccharose in Fruktose und Glukose spaltet; die Maltase, die Maltose in zwei Moleküle Glukose abbaut; die Trehalase, die Trehalose in Glukose und Lävulose spaltet; die Laktase, die Laktose in Glukose und Galaktose spaltet; die Raffinase, die Raffinose in Mellobiose und Lävulose spaltet u. a. Außerdem finden sich in der Hefe Proteasen, die Eiweiß spalten und bei der Autolyse der Hefen eine Rolle spielen (Selbstverdauung), Katalase und Oxydase. Am wichtigsten für die Brau- und Brennereigewerbe sind die Gärungsenzyme.

Die grünen Pflanzen sind imstande, mit Hilfe des Chlorophylls den Kohlenstoff in anorganischer Bindung (als Kohlensäure) zu assimilieren. Die Pilze besitzen kein Chlorophyll und können sich daher vom anorganischen Kohlenstoff nicht ernähren; der Kohlenstoffbedarf muß vielmehr ausschließlich von organischen Stoffen gedeckt werden. Von den Kohlenstoffquellen ist für die Pilze Zucker sehr geeignet; daneben können noch viele andere Kohlenstoffverbindungen zur Ernährung der Pilze dienen. Weiter spielt der Stickstoff eine große Rolle für die Ernährung der Pilze und die einzelnen Pilze stellen verschiedene Anforderungen an die Stickstoffquellen. Während die einen anorganischen Stickstoff assimilieren können, verlangen andere den Stickstoff in Form von Eiweiß, Aminosäuren u. a. Neben diesen beiden Grundstoffen, Kohlen- und Stickstoff, benötigen die Pilze noch andere Substanzen zum Aufbau ihrer Körper substanz. Der Assimilation, bei der organische Substanz aufgebaut wird, wobei Energien verbraucht werden, steht die Dissimilation gegenüber, bei der organische Substanzen in einfacheren Substanzen abgebaut werden, wobei gleichzeitig Energien frei werden. Beide Prozesse laufen in den Zellen gleichzeitig ab. Die Dissimilation umfaßt zwei Prozesse, die Atmung und die Gärung. Die Atmung besteht in einem Verbrennungsprozeß, an dessen Ende Kohlendioxyd und Wasser entstehen. Bei den sogenannten Gärungsorganismen findet dagegen kein Verbrennen der Substanzen bis zur Entstehung von Kohlensäure und Wasser statt, sondern die Verbrennung bleibt unvollständig. Die bei der unvollständigen Verbrennung, der Gärung, frei werdende Energie ist ziemlich gering, so daß wenige Organismen große Mengen Substanzen umwandeln müssen, wenn sie ihren Energiebedarf decken wollen. Charakteristisch für die Gärung (wie auch für die Atmung) ist, daß die Endprodukte weniger Verbrennungswärme besitzen als die Ausgangsprodukte. Die freiwerdende Energie dient den Organismen zum Leben. Wie groß der Unterschied des Energieumsatzes zwischen Atmung und Gärung ist, geht daraus hervor, daß bei der Atmung, bei der Zucker vollständig in Kohlensäure und Wasser verbrannt wird, etwa 700 000 cal pro Mol veratmeter Glukose frei werden, bei der alkoholischen Gärung dagegen nur 25—50 000 cal gewonnen werden, die restlichen cal sind im Gärungsprodukt, im Äthylalkohol gespeichert (etwa 650 000 cal in

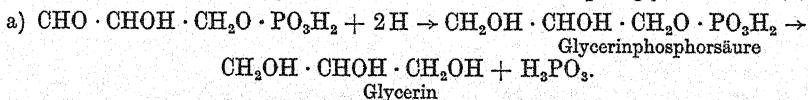
zwei Mol Äthylalkohol). Je nach dem Endprodukt der Gärung spricht man von alkoholischer Gärung, Citronensäuregärung, Oxalsäuregärung usw. Gärungen, bei denen Sauerstoff als Acceptor dient, nennt man oxydative Gärungen, solche, bei denen andere Substanzen (z. B. Aldehyde) als Acceptoren fungieren, Spaltungsgärungen. Die oxydativen Gärungen sind hauptsächlich Citronensäure-, Essigsäure-, Oxalsäure- und Fumarsäuregärung; die Spaltungsgärungen die alkoholische, die Milchsäure-, Buttersäure-, Propionsäuregärung.

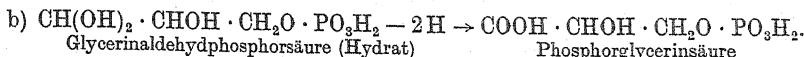
Die alkoholische Gärung wird meist von den Hefen, aber auch von *Mucor*, *Oospora*- und *Torulopsis*-Arten durchgeführt. Sie besteht in der Umwandlung von Zucker in Alkohol und Kohlensäure nach der Gay-Lussacschen Gleichung  $C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_5OH + 2CO_2$ . Vergoren werden können durch die Hefen solche Kohlehydrate, die drei Kohlenstoffatome oder eine Vielzahl davon besitzen, also Triosen, Hexosen, Nonosen. Die Di-, Tri- und Polysaccharide müssen dagegen erst in Hexosen umgewandelt werden, ehe sie vergoren werden können. Von den Hexosen sind vergärbar: d-Glukose, d-Fruktose, d-Mannose und d-Galaktose. Untergärtige Hefen können aber d-Galaktose nicht immer vollständig vergären. Die Disaccharide werden durch die Hydrolasen abgebaut und sind dann als Hexosen vergärbar. Die meisten Polysaccharide werden von den Hefen nicht abgebaut, jedoch von *Mucor alternans*. Die Gärungen werden durch Enzyme katalysiert. Die lebende Zelle ist für die Gärung nicht notwendig, sondern nur ihr Produkt, das Enzym. Das Gärungsenzym, die Zymase, ist ein Komplexenzym und läßt sich von der Hefezelle abtrennen. Das Enzym für sich ist nicht imstande, die Gärung hervorzurufen, was dadurch erwiesen werden kann, daß man Hefepreßsaft dialysiert, wobei man einen Rückstand und ein Dialysat erhält, die beide für sich nicht in der Lage sind, eine Gärung hervorzurufen. Erst wenn beide Stoffe, das Enzym und das sogenannte Coenzym, zusammenwirken, tritt Gärung ein. Das Enzym ist nicht thermostabil und nicht dialysierbar, während das Coenzym thermostabil und dialysierbar ist. Das Enzym wird als Apoenzym bezeichnet. Coenzym und Apoenzym bilden zusammen das Holoenzym. Bei der Gärung gilt daher: Holozymase = Cozymase + Apozymase (Hansen).

Die thermolabile Apozymase besteht aus mehreren Komponenten, die teils unverändert abgetrennt werden können, so die Phosphatase, teils nicht unverändert abzutrennen sind. Das wichtigste Enzym der Apozymase ist die Phosphatase, die Zucker mit Phosphat bindet, wobei Hexosediphosphat entsteht. Das Diphosphat wird dann durch die Phosphatase in Phosphat und Hexose gespalten. Dabei wirkt die Cozymase mit, ebenso sind für den Phosphorylierungsprozeß noch Mg-Ionen nötig. Die Zymohexase (eine Desmolase) spaltet das Hexosephosphat in 2 Moleküle Triosephosphat, unter Mitwirkung der Cozymase. Die Carboxylase spaltet ohne Mitwirkung der Cozymase Brenztraubensäure in Kohlensäure und Acetaldehyd. Der Aktivator der Carboxylase ist Cocarboxylase (Diphosphorsäureester des Vitamin B<sub>1</sub>).

Die Cozymase aktiviert die Apozymase bei ihren Umwandlungen. Sie ist ein Nukleoproteid und besteht aus Adenin + Ribosephosphorsäure und Nikotinsäureamid. Um die Zymasegärung in Gang zu setzen, sind außerdem noch verschiedene Aktivatoren nötig, so freies Phosphat, Hexosephosphat, Acetaldehyd und Magnesium. Die Stärke kann von den Hefen nicht unmittelbar vergoren werden, sondern muß durch Amylase zuerst in Zucker verwandelt werden. Man unterscheidet 5 Gärungsformen.

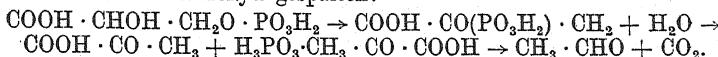
1. Gärungsform: Alkoholische Vergärung von Zucker. Die Hexose wird unter Mitwirkung der Phosphatase zu Hexosediphosphat verestert ( $C_6H_{12}O_6(H_2PO_3)_2$ ). Das Hexosephosphat wird wahrscheinlich in zwei Moleküle Glycerinaldehydphosphorsäure gespalten:  $C_6H_{12}O_6(H_2PO_3)_2 \rightarrow 2CHO \cdot CHOH \cdot CH_2 \cdot O \cdot PO_3H_2$ . Nunmehr tritt Dismutation ein, wobei ein Molekül Glycerinaldehydphosphorsäure als Acceptor dient und in Glycerinphosphorsäure übergeht, die ihrerseits zu Glycerin dephosphoryliert wird (a); das andere Molekül gibt H ab und wird zu Phosphorglycerinsäure (b):



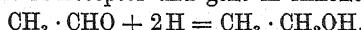


Später wird der Glycerinaldehydphosphorsäure-Acceptor durch Acetaldehyd ersetzt, der in Alkohol übergeht. Der Acetaldehyd verhindert die Entstehung von Glycerinphosphorsäure und die Bildung von Glycerin. Wird er aber vor seiner Reduktion aus dem Prozeß herausgerissen, so bleibt die Angärung als Dauervorgang bestehen und es entsteht neben Acetaldehyd und Kohlensäure fortwährend Glycerin durch Dephosphorylierung der Glycerinphosphorsäure. Fängt man den Acetaldehyd durch geeignete Methoden ab, so wandelt sich die alkoholische Gärung in eine Glyceringärung um. Auf diese Weise wurde der gesamte Glycerinbedarf der Weltkriegsrüstungsindustrie gedeckt (s. 2. Form).

Die Phosphoryglycerinsäure wandelt sich in Phosphobrenztraubensäure um, die die Phosphorsäure an Hexose abgibt. Die freie Brenztraubensäure wird durch Carboxylase in Kohlensäure und Acetaldehyd gespalten:

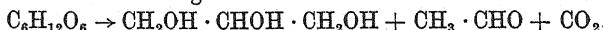


Acetaldehyd dient als H-Acceptor und geht in Alkohol über:

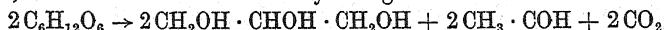


Gleichzeitig geht Glycerinaldehydphosphorsäure durch Dehydrierung in Phosphoglycerinsäure über und weiter über Phosphorbrenztraubensäure in Acetaldehyd.

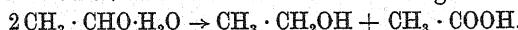
2. Gärungsform: Glyceringärung. Bei Gegenwart von Salzen (Sulfiten) wird Acetaldehyd sofort bei der Entstehung gebunden; es treten Glycerin, Acetaldehyd und Kohlensäure in Erscheinung:



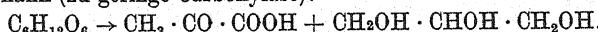
3. Gärungsform: Alkalische Gärung. Bei alkalischer Reaktion wird Zucker in Glycerin, Kohlensäure und Acetaldehyd umgewandelt:



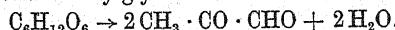
Der Acetaldehyd wird durch Mutasen zu Alkohol und Essigsäure dismutiert:



4. Gärungsform. Setzt man den Gärungsprozeß mit einer geringen Menge von Hefen an und hält die Reaktion des Substrates bei pH etwa 7–8, so bildet sich Brenztraubensäure und Glycerin, da die Brenztraubensäure nicht in Acetaldehyd übergeführt werden kann (zu geringe Carboxylase):



5. Gärungsform. Ist die Zymase frei von Cozymase, so wird die Dismutation verhindert und es entsteht Methylglyoxal:



Die alkoholische Gärung bildet den Ausgangspunkt für die Alkoholgewinnung. Je nach der Durchführung der Gärung unterscheidet man verschiedene Gärungen: Biergärungen, Weingärungen, Spiritusgärungen. Der höchstprozentige Alkohol, der durch Gärung gewonnen werden kann, ist etwa 12proz. Höhere Konzentrationen erhält man dann durch komplizierte Destillationen. Die Biervergärung setzt sich aus drei Hauptprozessen zusammen, aus der Mälzung, aus dem Maischen und Brauen und aus der Gärung. Für die Gärung werden nur bestimmte Kulturhefen verwendet, die dem Bier einen guten Geschmack verleihen. Durch Untergärung erhält man Lagerbiere, durch Obergärung Weißbiere. Die Untergärung kennzeichnet sich dadurch, daß die Hefen am Boden des Gärbehälters bleiben; die Gärung dauert etwa 12 Tage. Der Alkoholgehalt des untergärtigen Bieres schwankt. Die Obergärung verläuft bei höheren Temperaturen und dauert etwa 24 Stunden. Hierbei sammelt sich ein Teil der Hefen auf der Oberfläche des Bieres. Das obergärtige Bier hat einen niedrigen Alkoholgehalt. Das Rohmaterial für die Biergewinnung stellt Gerste und Hopfen dar. Für die Spiritusgärung verwendet man Mais, Gerste, Kartoffeln usw. Zur Spiritusgärung verwendet man besonders starkgärende Hefen. Als Endprodukt erhält man 7–12%

Alkohol, der aber noch stark verunreinigt ist. Die Weingärung erfolgte lange mit Wildhefen, die sich an der Beerenschale befinden; man ging aber immer mehr dazu über, Kulturhefen zu verwenden, um gleiche Qualitäten zu sichern.

Die übrigen Spaltungsgärungen werden von Bakterien durchgeführt und interessieren hier nicht. Von den oxydativen Gärungen wird auch die Essigsäuregärung in der Hauptsache von Bakterien geleistet, doch sind auch *Mucoraceen*, besonders *Rhizopus*-Arten, dazu befähigt, aber es bildet sich neben Essigsäure vielfach noch Alkohol. Bei *Aspergillaceen*, die ebenfalls Essigsäure bilden können, entsteht noch Citronensäure. Die Citronensäure bildet sich aus Kohlehydraten in sauren Lösungen nach dem Schema:



Sauerstoff ist für diese Gärung unerlässlich.

Bei der Fumarsäuregärung, die durch *Mucoraceen* durchgeführt wird, wird Zucker in Fumarsäure vergoren. Calciumcarbonat ist Voraussetzung für die Gärung. Sie verläuft nach dem Schema:



Aus Zucker entsteht Alkohol, der sich in Essigsäure umbildet. Aus letzterer entsteht Bernsteinsäure, am Schlusse Fumarsäure.

Die Oxalsäuregärung wird durch *Mucoraceen* und *Aspergillaceen* durchgeführt. Als Substrat dienen Saccharose, Dextrose, Lävulose usw., die in alkalischer oder neutrale Reaktion vergoren werden. Die Oxalsäure entsteht dabei über Bernsteinsäure nach Fumarsäure nach Glyoxylsäure und Oxalsäure, oder über Glykolsäure nach Glyoxylsäure und Oxalsäure.

*β) Speise- und Giftpilze.* Zahlreiche Pilze dienen der menschlichen Ernährung. Von den Waldpilzen seien nur die wichtigsten genannt: Steinpilz, Trüffeln, Champignon, Morecheln, Pfifferlinge u. v. a. Der Nährwert der frischen Pilze ist nicht allzu hoch, da die Pilze bis zu 88% Wasser enthalten. In getrocknetem Zustande bilden sie aber ein hochwertiges Nahrungsmittel. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden; man vgl. gute Volkspilzbücher (Gramberg, Pilze der Heimat; Michael Schulz, Führer f. Pilzfreunde usw.). Die Zahl der giftigen Pilze ist zur Gesamtzahl der verwertbaren Pilze als niedrig zu bezeichnen. (Über die giftigen Stoffe vgl. Teil I.) Zu den gefährlichen Giftpilzen gehören die Knollenblätterpilze (*Amanita phalloides*, *A. mappa* u. a.); der Fliegenpilz (*Amanita muscaria*), der aber in manchen Ländern nach Abziehen der Huthaut gegessen wird; Satanspilz, Speiteufel u. a. Die größte Rolle bei Vergiftungen spielen die Knollenblätterpilze, die vielfach mit dem Champignon verwechselt werden, doch durch ihre stets weißen Lamellen von den Champignons (bald mit zart rosa, später schokoladefarbenen Lamellen) leicht unterschieden werden können (vgl. oben S. 9).

Von den Speisepilzen ist wirtschaftlich am wichtigsten der Champignon, der künstlich gezüchtet werden kann. Besonders umfangreich sind die Champignonzüchtungen in Amerika; bekannt sind auch die Pilzkulturen von Paris. In Deutschland ist die Champignonkultur erst im Aufbau begriffen, doch gibt es einige größere Züchterei (so z. B. Hullen in Erlangen). Einiges über die Grundlagen der Kultur sei angeführt; allzuviel wissen wir noch nicht über die Ernährung des Champignons. Die Kulturformen von *Psallota campestris* zeichnen sich vor den Wildformen durch ihre zweisporigen Basidien aus. Für die Wertschätzung der Champignons kommen in Frage: Ertragsleistung der Sorten, Größe und Fleischigkeit der Hüte, Wassergehalt der Hüte (und damit Trockensubstanzgehalt), Konservierbarkeit, Farbe, Geschmack u. a. Auch die Widerstandsfähigkeit gegen Schädlinge (*Mycogone perniciosa*, *Verticillium Malthousei*, *Cephalosporium Constantini*) spielt eine Rolle. Der Champignon soll vor allem aus dem üblichen Nährsubstrat, dem Pferdemist, solche Stoffe entnehmen, die von den Bakterien und niederen Pilzen nicht verwendet werden, so besonders Proteine als N-Quellen, ligninartige Stoffe als C-Quellen. Erst nach dem Abflauen der niederen Organismen ist der Mist nach guter Verrottung unter Sauerstoffzufuhr und Erhitzung für den Champignon brauchbar. Der optimale pH-Wert für das Gedeihen scheint 6,8 zu sein, der für die Bakterien zu niedrig und für die meisten Pilze zu hoch ist. (Allerdings sind manche Pilze nicht allzu empfindlich gegen die Reaktion und ge-

deihen bei einer relativ sehr großen pH-Spanne noch gut.) Obwohl Kalk für die Pilzernährung selbst keine Rolle spielt — im Gegensatz zu den höheren Pflanzen —, so gedeiht der Champignon bei Kalkzusatz zum Nährsubstrat besser. Die Kalkwirkung dürfte wohl auf physikalischen Beeinflussungen des Nährmediums (Mist) beruhen, vielleicht in der Herabsetzung der Dispersität des Substrates, da Pizer (1937) fand, daß alle Mittel, die die Dispersion des Nährbodens erhöhen, ungünstig auf das Champignon-Mycel wirken, andere Stoffe, die ausflockend wirken, so Ca, dagegen günstig. Für die Fruchtkörperbildung ist eine bestimmte Substratfeuchtigkeit und auch Luftfeuchtigkeit notwendig; doch spielt nicht die absolute Feuchtigkeit eine Rolle, sondern vielmehr ein geeigneter Dampfdruckunterschied zwischen Substrat und umgebender Luft (Zycha 1939). Dies gilt für die Pilzfruchtkörperbildung allgemein. Wahrscheinlich spielt dabei die Transpiration des Mycels eine ausschlaggebende Rolle. Bei einer Luftfeuchtigkeit von 100% oder, wenn der Dampfdruck der Luft und des Substrates gleich sind, unterbleibt jede Fruchtkörperbildung (Mez 1908). Die Transpiration darf allerdings infolge zu starken Dampfdruckunterschiedes zwischen Substrat und Luft nicht zu groß sein, sondern muß in mäßigen Grenzen bleiben. Plötzliche Änderungen in der Transpiration führen zu schlechteren Fruchtkörperbildung, und der Champignon ist gegen Zugluft sehr empfindlich, da hierdurch ein zu starkes Wechseln in der Transpiration eintreffe. Hinsichtlich des Lichtes stellt der Champignon keine besonderen Anforderungen, und er gedeiht auch bei Licht gut, wenn durch wechselnde Beleuchtung nicht die Transpiration zu stark beeinflußt wird. Für die Qualität der Fruchtkörper spielt die Temperatur eine entscheidende Rolle. Zu hohe Temperaturen (etwa 20°) verursachen dünnfleischige Hüte, was von Nachteil für die Konservierung ist. Tritt auf Kulturen der Gipspilz (*Monilia fimicola*) auf, so deutet das darauf hin, daß der Boden eine zu hohe Alkalität besitzt, was für den Champignon nachteilig ist. Das Auftreten des Grünsänpilzes (*Mycelophthora lutea*) deutet dagegen auf zu große Säure des Bodens hin, bei der das Champignon-Mycel zugrunde geht. Das Auftreten der Tintenpilze (*Coprinus*-Arten) weist ebenfalls auf zu hohes pH hin und besagt, daß das Stroh noch nicht genügend durch die Bakterien abgebaut ist.

Von den Trüffeln sind die wertvollsten *Tuber melanosporum* (die Perigord-Trüffel) und *Tuber magnatum*. Ihre künstliche Kultur ist noch nicht recht gelungen (bei letzterer ist jedoch die Sporenenkeimung gelungen). Auch *Tuber aestivum* ist ein wertvoller Speisepilz. Er wird vom Sommer bis Herbst geerntet, die Perigordtrüffel vom Herbst bis Winter, *T. magnatum* im Sommer und Herbst. Zum Ausfindigmachen der Trüffeln werden meist Schweine und dressierte Hunde verwendet, doch zeigen auch die Trüffelmücken (*Helomyza*) ihr Vorhandensein an. In Frankreich versucht man auch, die Trüffeln zu züchten, indem man an Stellen, wo Trüffeln vorkommen, Eichen anpflanzt oder Eicheln aussät und so reichliche Trüffelernten erzielt. Durch Auslegen von Trüffelstücken kann man in Eichenwäldern Kulturen anlegen.

In Rußland (Samurowitsch 1938) sucht man auch andere Waldpilze zu züchten, so den Steinpilz, *Boletus edulis*, ferner *B. versipellis*, *B. scaber* und *Lactarius deliciosus*. Dazu überträgt man Fruchtkörper der Pilze in geeignete Mischwaldungen oder man spritzt Sporenaufschwemmungen aus. So wurden gute Resultate erzielt, wenn vor der Aussaat die Böden um die Baumwurzeln freigelegt wurden, während ohne die Bodenaufgrabung keine Erfolge erzielt wurden. In Beständen mit 15—30jährigen Bäumen waren die Ergebnisse besser als in älteren Beständen. Dabei wurde Symbiose von *Boletus edulis* und *Lactarius deliciosus* mit der Tanne, von *Bol. versipellis* mit der Espe und von *Bol. scaber* mit der Birke nachgewiesen.

Der Nährwert der Pilze gründet sich auf folgende Zusammensetzungen der Fruchtkörper (Zellner 1907):

Champignon:	Wassergehalt (frisch)	91,3%
	Stickstoffgehalt	20,6% (in Trockensubstanz)
Fett	1,8%	" "
Mannit	4,9%	" "
Traubenzucker	7,1%	" "
Stickstofffreie Substanz	52,8%	" "
Asche	7,4%	" "

Die verschiedenen Autoren kommen zu verschiedenen Ergebnissen, was wohl in der wechselnden Zusammensetzung und auch in dem Alter der von den einzelnen Standorten gewonnenen Fruchtkörper begründet sein dürfte. Der Stickstoffgehalt wird allgemein als hoch angegeben und daraus auf einen hohen Nährwert der Pilze geschlossen. Doch zeigt sich, daß von dem Stickstoff nur ein Teil verdaulich ist und daß auch dieser verdauliche Stickstoff in Eiweißform nur zum Teil dem menschlichen Körper zugänglich ist. Infolge der Wandbeschaffenheit der Pilzzellen läßt sich beim Kochen nur ein Teil des Stickstoffs herauslösen, während ein großer Teil nicht für den Körper zugänglich gemacht wird. So zeigte sich, daß von dem Stickstoffgehalt des Champignons nur etwa 48—49% als verdauliches Eiweiß vorliegen. Der Fettgehalt ist gering und nicht höher als im Frischgemüse. Am nahrhaftesten ist das Pilzpulver, da hier durch die starke Zellzertrümmerung mehr Eiweiß dem Körper zugänglich gemacht wird als beim Kochen frischer Pilze. Die Pilze als das „Fleisch der Wälder“ zu bezeichnen, ist stark übertrieben. Doch darf man die Pilze in ihrem Nährwert auch nicht unterschätzen, und sie stellen ein wichtiges Zusatznährmittel dar. Auch hängt der Nährwert vor allem von der Zubereitung ab. Die Kohlehydrate der Pilze haben größtenteils sehr zweifelhaften Nährwert. Wenn man die Pilze in ihrem Nährwert dem Gemüse gleichsetzt, so dürfte damit der tatsächliche Nährwert richtig eingeschätzt sein. Der Fruchtkörperstiel ist in allen Fällen minderwertiger als der Hut. Am nahrhaftesten sind die Pilztunken, die durch Mazeration der frischen Pilze mit Kochsalz und Einkochen der abgepreßten Flüssigkeit hergestellt werden.

v) **Pilze als Holzzerstörer.** Die Pilze spielen in der Natur als Zerstörer der Holzabfälle in den Wäldern eine bedeutende Rolle. Unter den *Phycomyces* und auch *Ascomyces* finden sich viele Pilze, die Zellulose und auch Lignin abbauen können. Die eigentlichen Holzzerpaltungsspezialisten finden sich aber unter den *Basidiomycetes*, besonders den *Polyporaceae* und *Agaricaceae*. Wie die Zellulose abgebaut wird, zeigt an vielen Beispielen z. B. *Rosellinia reticulosa* Greis. Dieser Pilz ist in der Lage, sehr kräftig Zellulose abzubauen, und senkt unter künstlichen Kulturbedingungen in einem Zeitraum von 4 Monaten die Zellulose der Buche, die im Durchschnitt 44,71% beträgt, auf 36,9%, d. h. um etwa 18%. Die Zellulose wird in Pilzeiweiß umgewandelt. Lignin kann dieser Pilz nicht angreifen. In Valdivia (Chile) macht sich die Bevölkerung die zellulosezersetzende Eigenschaft zu Nutze und verfüttert das durch Pilze verarbeitete Holz der *Nothofagus* als sogenanntes „Palo podrido“ an Tiere. Die gestürzten Bäume vermorschen in dem Gebiete unter der Wirkung von Bakterien und Pilzen zu einer braunen oder weißen krümeligen Masse, dem Palo podrido, das als Futtermittel sehr geschätzt wird. Das Eiweiß des Palo podrido ist zu 96,4% verdaulich (Greis und Greis-Dengler 1940).

Durch die holzabbauende Tätigkeit spielen die Pilze wie auch die Bakterien für den Stoffkreislauf in der Natur eine wichtige Rolle. Neben diesem Nutzen ist aber auch der Schaden, den die Pilze als Zerstörer von Bauholz verursachen, von praktischer Wichtigkeit. Besonders unter den *Basidiomycetes* befinden sich zahlreiche Pilze, die in der Bauholz- und Nutzholzindustrie verhängnisvoll wirken. Schon mit dem Fällen der Bäume beginnt die Zerstörungstätigkeit der Pilze. Nach dem Fällen lebt das Holz noch längere Zeit weiter [etwa 1 Jahr (Münch 1932)]. Der Splint bildet für die Pilze einen guten Nährboden und der Sägeschnitt ist die Eingangspforte für die Pilze. Während des Lebens sind die Stämme im Innern wenig sauerstoffhaltig, aber mit dem fortschreitenden Austrocknen geht Hand in Hand eine Sauerstoffanreicherung, die für die Pilze die günstigen Voraussetzungen schafft. Das im Leben so widerstandsfähige Splintholz wird nunmehr von den Pilzmycelien durchwachsen, und schon nach 2—3 Jahren ist das Holz weitgehend zermürbt. Am meisten werden die Splinthölzer angegriffen, so die Buche, Birke, Ahorn u. a., während das Kernholz der Eiche usw. weniger geschädigt wird. Das Mycel dringt in das Innere des Baumes, besonders ins Zentrum, ein und tötet die Parenchymzellen unter Braunfärbung ab, so daß oft ein „falscher Kern“ entsteht. Die Zeit des Fällens spielt dabei für die Intensität der Zerstörung eine wichtige Rolle. Das im Frühjahr gefällte Holz ist weniger widerstandsfähig als im Winter geschlagenes Holz, auch ist das im Sommer gebildete anfälliger als das gegen das Vegetationsende zu gebildete.

Wird zu Bauten feuchtes, schlecht ausgetrocknetes Holz verwendet, so ist die große Gefahr der „Schwammbildung“ gegeben, und die Zerstörung des Bauholzes schreitet besonders in feuchten und nach dem Bauen schlecht ausgetrockneten Bauten sehr rasch fort. An der Zerstörung des Bauholzes ist eine Reihe von Pilzen beteiligt, so besonders *Coniophora cerebella*, *Merulius lacrymans*, *Paxillus acheruntius*, verschiedene *Polyporus*-Arten u. a. Auch das Nutzholz, das zu Masten und anderem verwendet wird, leidet sehr unter dem Einfluß von Pilzen, so besonders von *Lenzites sepiaria*, *Polyporus vaporarius*, *Trametes sepium*, *Stereum*-Arten und *Schizophyllum giganteum*. Das Holz in den Bergwerken wird durch eine Reihe von *Agaricaceen* bedroht; manche sind nur im Mycelstadium gefunden und dürften wohl zum Teil der *Armillaria mellea* angehören. Für die Holzzerstörung sind viele Umweltbedingungen von Wichtigkeit, so Feuchtigkeit, Sauerstoff u. a. Es hat sich gezeigt, daß in den Häusern die Schwammbildung dann besonders auftritt, wenn zur Fußbodenfüllung Stoffe von größerem Stickstoffgehalt verwendet werden (Zycha 1939). So wird das Wachstum von *Merulius* stark gefördert, wenn das Substrat reich an Ammoniumnitrat ist (Wehmer 1915). Auch bei *Trametes serialis* und *Polyporus annosus* (Rotfäuleerreger des Holzes) wirkt N-haltige Substanz fördernd auf das Wachstum der Holzzerstörer. Zycha fand, daß Calciumsulfat und Ammoniumsulfat das Wachstum und die Holzzerstörung bei *Coniophora cerebella* und Calciumnitrat und Kaliumnitrat, sowie Ammoniumsulfat die Zerstörungsintensität von *Paxillus acheruntius* stark fördern. Es ist dabei gleichgültig, ob man Lehm oder Sand als Bodenfüllung verwendet. Der Hausschwamm wird durch Salze in seinem Wachstum gefördert, ebenso in seiner Zerstörungsintensität. Das gleiche zeigt sich, wenn als Bodenfüllmaterial salzreiches Material, wie es der Bauschutt darstellt, verwendet wird.

Interessante Zusammenhänge zwischen Mycelwachstum, Zerstörungskraft und Enzymbildung in Abhängigkeit von der Temperatur hat Gäumann (1934, 1936, 1939) nachgewiesen. Bestimmt man die Temperatureinflüsse auf das Mycelwachstum, ferner die Temperatureinflüsse auf die Enzymausbildung und auf die Enzymwirkung bei holzzersetzenden Pilzen, so ergibt sich, daß das Optimum für das Mycelwachstum höher liegt als das Optimum für Enzymausbildung und daß weiterhin das Temperaturopimum für die Enzymwirkung höher liegt als für Mycelwachstum und Enzymausbildung. Liegt beispielsweise das Optimum für das Mycelwachstum bei etwa 25—26°, so liegt das Optimum für Enzymausbildung bei etwa 12—13°, für die Enzymwirkung dagegen bei etwa 32° C. Bestimmt man weiterhin den Gewichtsverlust des Holzes durch die Einwirkung der Pilze (z. B. *Polyporus vaporarius* und *Schizophyllum commune*), sowie den Vermorschungsgrad des Holzes, so ergibt sich, daß im suboptimalen Bereich der Temperatur die Vermorschungsintensität höher ist als der feststellbare Gewichtsverlust des Holzes. Der Holzabbau der beiden Pilze ist im suboptimalen Temperaturbereich (bezogen auf das Optimum für das Mycelwachstum) höher als im Optimum für das Pilzwachstum. Das Optimum für die Zerstörungsintensität liegt etwa 2—3° C niedriger als das für das lineare Pilzwachstum. Die höhere Lage der Vermorschungskurve im suboptimalen Bereich führt Gäumann darauf zurück, daß der Pilz bei suboptimalen Temperaturen mehr Substanz enzymatisch abbaut, als er für sein Wachstum benötigt, also gewissermaßen einen „Luxusabbau“ betreibt.

Nach Humphrey (1924) ist bei Nadelhölzern, die von bestimmten Pilzen befallen werden, der Zellulosegehalt, bezogen auf das Holzgewicht, vielfach nicht geringer als zu Anfang, bei *Trametes Pini* sogar höher als im gesunden Holz. *Polyporus pinicola* greift jedoch besonders die Zellulose an und vermindert sie stark. *Trametes Pini* verwandelt, ebenso wie *Polyporus dryophilus*, das Holz in Flecken und Streifen von reiner Zellulose, die dann später gelöst wird. Nach Kürschner (1927) verarbeitet *Polyporus Schweinitzii* erst die Zellulose und läßt nur das Lignin übrig; *Polyporus igniarius* (= *Fomes igniarius*) zerstetzt Zellulose und Lignin gleichmäßig. Zapек (1899) gibt an, daß die holzzerstörenden Pilze die ätherartige Verbindung von Zellulose und Hadromal lösen, wobei Hadromal von den Pilzen nur wenig verarbeitet wird. Das Enzym, das den Komplex sprengt, nennt er Hadromase. Die Zellulose wird nach ihm von der Cytase abgebaut. Die Stärke im Holz bleibt oft auffallend lange erhalten. Auf sie wirkt ein amyloytisches Enzym, das von den eigentlichen Holzzerstörern gebildet wird,

das aber langsamer wirkt als die beiden anderen Enzyme. So sieht man schon aus den wenigen Beispielen, daß der Holzabbau sehr kompliziert verläuft und daß nicht alle Pilze sämtliche Holzbestandteile gleichzeitig abbauen können, sondern daß die meisten mehr oder minder auf einzelne Bestandteile spezialisiert sind.

Erwähnt sei, daß das Mycel und die Rhizomorphen von *Armillaria mellea*, die nicht nur lebendes, sondern auch totes Holz zersetzt, ein intensives Leuchtvermögen besitzen. Verpilzte Holzstücke leuchten oft sehr intensiv. Das Leuchten findet nur bei Sauerstoffgegenwart statt und erlischt sofort, wenn Sauerstoff fehlt. Über das Leuchten der Pilze wurden schon zahlreiche Untersuchungen vorgenommen, ohne daß es bis heute gelungen wäre, die Natur des Leuchtens zu klären. Bothe (1930) fand bei der Prüfung von  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  auf das Leuchtvermögen bei *Armillaria mellea* und seines Mycels x, daß bei  $\text{NH}_4^+$  die obere Grenze des Leuchtens bei 2,5—4%, bei Na- und K-Salzen bei 4—5% liegt. Die Versuche wurden leider dadurch in ihrem Werte gemindert, daß Brot als Nährsubstrat verwendet wurde und so die genaue Zusammensetzung des Substrates nicht berücksichtigt werden konnte. Das Leuchten der Myceten wird auf Agarkulturen (der Agar ist ein Anion) durch 0,5 bis 2% K- oder Na-Zusatz gefördert, während  $\text{NH}_4^+$  hier unvorteilhaft wirkt. In abnehmender Reihenfolge wirken folgende Anionen auf das Leuchten fördernd:  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ . Wahrscheinlich liegt die fördernde Wirkung des  $\text{NO}_3^-$  in dem Denitrifikationsvermögen der Pilze begründet. Zn (1,10<sup>-4</sup> bis 1,10<sup>-6</sup> %) fördert ebenfalls das Leuchten, desgleichen Pilzdekott. Kohlenstoffquellen wirken bei einzelnen Pilzen auf das Leuchten verschieden günstig; so wirkt bei Mycel x Glycerin > Fruktose > Saccharose; bei *Armillaria mellea* dagegen Fruktose > Glycerin > Saccharose. Leucht- und Wachstumsoptimum stimmen nicht überein. Das Temperaturopimum für das Leuchten liegt bei 15—20°. Etwas supraoptimale Temperaturen fördern den Beginn des Leuchtens. Höherer  $\text{O}_2$ -Druck als normal wirkt momentan fördernd auf das Leuchten. Wird ein nicht mehr leuchtendes Mycel x verletzt, so tritt an der Wundstelle ein kurzes Aufleuchten ein, was wohl dem Sauerstoffzutritt zuzuschreiben ist (vgl. auch Killermann, Leuchtende Pflanzen und Tiere, 1905).

δ) Parasitische Pilze. Der Schaden, den die Pilze alljährlich an unseren Nutzpflanzen anrichten, beläuft sich auf viele Milliarden Mark. Gäumann (1927) schätzt den Schaden, der durch Pilze, Bakterien und kontagiöse Enzyme am Getreide, Wein, Obst und Gemüse in der Schweiz entsteht, auf etwa 25—30% Ernteverlust, das ist bei einem Erntewert von etwa 300 Millionen Francs etwa 80 Millionen Francs. Berechnet man die Schäden durch die Pilze allein mit etwa 50% der genannten Schadzahlen, so ergibt sich immer noch eine Summe von etwa 40 Millionen Francs. Deutschlands Ernte ergibt einen Jahresdurchschnitt von etwa 13 Milliarden Mark. Von der Ernte werden durch Krankheiten infolge Pilzbefalls etwa 7—10% vernichtet, was einem Verlust von 1—1,4 Milliarden Mark entspricht. Im einzelnen gibt Morstatt (1928, 1936) folgende Zahlen an:

	Erntewert (in Millionen)	Schaden durch Krankheiten (ohne Insekten)
Getreide	3942	10% = 394 Millionen Mark
Kartoffeln	1460	25,, = 365 .. ..
Zuckerrüben	256	5,, = 12 .. ..
Gemüse	350	10,, = 35 .. ..
Obst	400	10,, = 40 .. ..
Wein	80	20,, = 16 .. ..
$\varnothing$ 10,8% = 862 Millionen Mark		

Nimmt man bei diesen Zahlen die Beteiligung der Pilze mit 50% an, so ergibt sich ein Schaden durch die parasitischen Pilze von etwa 400—430 Millionen Reichsmark, eine Summe, die für die Ernährung nicht von Bedeutungslosigkeit ist. Demgegenüber betragen die Kosten für die Bekämpfung der Pilze nur einen Bruchteil des Schadwertes, den man mit etwa 15% veranschlagen kann. In den letzten Jahrzehnten hat daher in allen Staaten der Erde eine rege Schädlingsbekämpfung eingesetzt und man kann nur wünschen, daß von Jahr zu Jahr mehr Verständnis für die Notwendigkeit der

Schädlingsbekämpfung aufgebracht wird. Über Schutzmaßnahmen kann hier nicht gesprochen werden, sondern es seien nur einige Beziehungen zwischen Pilzen und Pflanzen, die für das Zustandekommen der Krankheiten wichtig sind, dargelegt.

Für das Zustandekommen einer Pilzerkrankung einer Pflanze sind verschiedene Umstände von ausschlaggebender Wichtigkeit. An erster Stelle sind zu nennen die Aggressivität des Pilzes und die Widerstandsfähigkeit oder Anfälligkeit der Wirtspflanze. Beide Faktoren sind sowohl beim Pilz wie auch bei der Pflanze erblich bedingt. Trifft ein schwach virulenter Pilz auf eine empfängliche Pflanze, so kann das Krankheitsbild ein völlig harmloses sein. Trifft ein virulenter Pilz auf eine anfällige Pflanze, so führt der Parasitismus zum Tode der Pflanze. Umgekehrt wirkt sich der Befall einer widerstandsfähigen Pflanze durch einen wenig virulenten Pilz harmlos aus, doch kann unter den einzelnen Stämmen des parasitischen Pilzes eines Tages eine neue Rasse, eine sogenannte physiologische Rasse (auch biologische Rasse oder Biotyp genannt) auftreten, die auch die den anderen Rassen gegenüber widerstandsfähige Pflanze vollkommen vernichtet. So fanden Gassner und Straib (1932) in Emmersleben eine Gelbrostrasse (*Puccinia glumarum*), die sich verglichen mit den sonstigen Rassen hinsichtlich der Virulenz gegenüber dem Weizen vollkommen anders verhielt. Diese Rasse ruft auf vielen Weizensorten, so den Dickkopfwizen, die von den übrigen deutschen Rassen des Pilzes stark angegriffen werden, keine Rostpustelbildung hervor, befällt aber andere Sorten, z. B. Heines Kolben, die gegen die übrigen Stämme des Pilzes hoch resistant sind, sehr stark. Dies gilt besonders bei hoher Luftfeuchtigkeit und Temperaturen von etwa 20° C. Die Pilzrasse „Emmersleben“ befällt die Weizensorte Heines Kolben sehr stark, nicht aber Strubes Dickkopf. Der Pilz wurde mehrere Generationen hindurch auf Heines Kolben vermehrt. In der 6. Generation wurde die Rasse „Emmersleben“ wieder auf den widerstandsfähigen Strubes Dickkopf überimpft, auf dem sie gewöhnlich nur leichte Nekroseflecken hervorruft. Nunmehr trat aber plötzlich auf diesem Weizen eine größere Pustelkolonie auf, die einem sehr starken Infektionsbild angehörte. Es war also eine neue Rasse aufgetreten, die als „Neu-Emmersleben“ bezeichnet wurde, die gegenüber der Ausgangsrasse den sonst widerstandsfähigen Strubes Dickkopf stark befallen konnte. Die neue Rasse war eine echte Mutation, was sich daraus ergab, daß sie 30 Generationen hindurch konstant in ihrer neuen Aggressivität blieb. Morphologische Veränderungen gegenüber der Ausgangsrasse „Emmersleben“ waren nicht zu beobachten, so daß eine physiologische Rasse vorliegt. Die Mutation der Rasse „Emmersleben“ in die Rasse „Neu-Emmersleben“ war nicht nur einmal, sondern öfters in dem gleichen Sinne aufgetreten. Derartige neu auftretende physiologische Rassen machen oft wertvolle Züchtungen mit einem Schlag wertlos.

Die Widerstandsfähigkeit oder Empfänglichkeit des Wirtes kann man aus verschiedenen Merkmalen erschließen, so aus der Ertragsfähigkeit der Wirtspflanze trotz des Vorhandenseins des Pilzes, aus der gebildeten Blattmasse des Wirtes, aus teratologischen Veränderungen des Wirtsgewebes durch den Pilzbefall, sowie aus der Fruktifikationsfreudigkeit des Parasiten auf seinem Wirt u. a. m. Die Widerstandsfähigkeit einer Pflanze gegen einen bestimmten Pilz ist ferner nicht in allen Entwicklungsstadien gleich groß, „in einem Falle kann das Jugend-, im anderen das Altersstadium widerstandsfähiger sein. Ferner sind nicht alle Organe einer Pflanze gleich anfällig oder widerstandsfähig. Die Widerstandsfähigkeit kann auf recht verschiedenen Gründen beruhen. So können die widerstandsfähigen Sorten besonders dicke Kutikularbildungen haben, die dem Pilz das Eindringen erschweren, falls er überhaupt die Membran der Oberhautzellen durchbohrt und die Hyphen nicht, wie dies bei zahlreichen Pilzen, so *Cercospora beticola*, dem Blattfleckenerreger der Rübe, und *Alternaria tenuis* (Blattbräune der Zuckerrübe) der Fall ist, durch die Spaltöffnungen eindringen (Abb. 187). Ist letzteres der Fall, so kann die Zahl der Spaltöffnungen über den Befallsgrad entscheiden, ferner der Öffnungszustand der Spaltöffnungen und anderes mehr. In wieder anderen Fällen wird der eindringende Pilz von der Pflanze durch ein Schutzwertgewebe, das um die Befallsstelle ausgebildet wird, am weiteren Vordringen gehindert; er wird durch Korkgewebe abgekapselt. Eine wichtige Rolle für das Eindringen des Parasiten spielt auch der individuelle Gesundheitszustand der Wirtspflanze, der wiederum weit-

gehend von Außenbedingungen abhängig ist, so von der Düngung, dem Bodenzustand, der Bodenfeuchtigkeit, der Wasserstoffionenkonzentration, der Temperatur und anderem. Bei vielen Pilzen, die eine Jugendkrankheit bei den Pflanzen verursachen, so z. B. bei *Pythium Debaryanum*, der das Umfallen zahlreicher Pflanzenkeimlinge verursacht, wird die Befallsstärke durch tiefe Temperaturen gefördert, da die Pflanze bei tiefen Temperaturen nicht genügend wachsen kann und daher zart und schwächlich bleibt, während der Pilz, der bei tiefen Temperaturen noch gut gedeihen kann, nunmehr einen leichten Angriffspunkt an der geschädigten oder schwächlichen Pflanze findet. Mit Stickstoff reichlich gedüngte Pflanzen sind im allgemeinen empfänglicher für Pilzkrankheiten als solche, die weniger mit Stickstoff gedüngt sind. Stauende Nässe schädigt die Gesundheit der Pflanzen, während die Pilze bei großer Nässe noch hinreichend lebensfähig und so gegenüber der Pflanze im Vorteil sind. Auch der Kohlensäuregehalt der Luft ist von Bedeutung für die Widerstandskraft oder Anfälligkeit der Pflanzen gegenüber manchen Pilzen. So gedeihen die Weizenkeimlinge bei einem Kohlensäuregehalt der Luft von 0,03 % am besten. Bei 1,0—1,5 % erfolgt aber bereits eine deutliche Schwächung der Keimlinge (Lundegårdh 1923). Derartig hoher CO<sub>2</sub>-Gehalt der Luft kommt bei verkrustenden Böden oder unter der nur langsam wegschmelzenden Schneedecke häufig vor. Die Pilze *Gibberella Saubinetii*, *Fusarium nivale* und *F. avenaceum*, die Erreger von Getreidefleßkrankheiten, können jedoch bis zu einem Kohlensäuregehalt der Luft von 5—7 % noch sehr gut gedeihen und werden in ihrem Wachstum sogar gefördert. Der Effekt des hohen Kohlensäuregehaltes ist in diesem Falle eine starke Anfälligkeit der Weizenkeimlinge. Der Wurzelbrand der

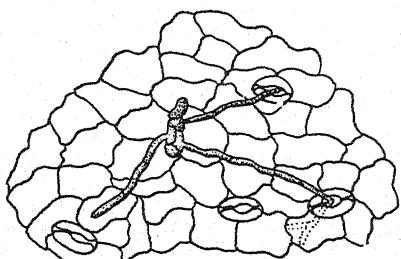


Fig. 187. *Alternaria tenuis* Nees. Die Keimschlüsse der Konidie dringen in die Spaltöffnungen eines Zuckerrübenblattes ein. (Original.)

Rüben tritt auf kleinkörnigen Böden, die leicht zum Verschlämmen neigen, auf leicht verkrustenden Böden, sowie auf Sandböden stärker auf als auf leichten Lehmböden.

Die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen ist jedoch nicht allein ausschlaggebend für den Befall und für die Auswirkung des Befalles, sondern es müssen auch auf der Seite des Pilzes eine Reihe von Bedingungen erfüllt sein. Neben der oben schon angeführten Virulenz spielen noch viele andere Faktoren eine bedeutende Rolle. Die meisten Pilze sind streng auf bestimmte Pflanzen spezialisiert, so daß zur ersten Voraussetzung das Vorhandensein des passenden Wirtes gehört. Besonders bei den wirtswechselnden Rostpilzen ist eine Abhängigkeit in diesem Sinne deutlich wahrzunehmen. So können manche Rostpilze, obwohl die Hauptsporen, die Teleutosporen, und auch der geeignete Hauptwirt vorhanden ist, eine Infektion nicht vornehmen, da die Basidiosporen nur auf dem zugehörigen Nebenwirt keimen können. So können die Basidiosporen des Schwarzrostes, *Puccinia graminis*, nur auf den Blättern der Berberitze keimen; erst die Aecidiosporen können auf dem Getreide keimen. Doch gibt es auch dann oft wieder Pilzrassen, die nicht auf den eigentlichen Zwischenwirt zur Basidiosporeneimeung allein angewiesen sind, sondern auch auf einem anderen Wirt auskeimen können.

Für die Sporeneimeung eines Parasiten ist von ausschlaggebender Bedeutung die Luftfeuchtigkeit. So z. B. keimen die Konidien von *Cercospora*, dem Erreger von sogenannten Blattfleckenkrankheiten, z. B. *Cercospora beticola* auf den Rübenblättern, nur bei einer relativen Luftfeuchtigkeit, die nahe an 100 % liegt, während bei 97 % rel. Feuchtigkeit die Konidienkeimeung schon fast, unter 95 % überhaupt unterbleibt. Viele andere Pilzsporen verhalten sich ähnlich, so die Uredosporen von *Puccinia coronifera*, dem sogenannten Kronenrost des Hafers, die bei 75—85 % rel. Feuchtigkeit nicht keimen und auch bei 93 % nur zu 6 % keimen und Infektionen veranlassen, und nur bei absoluter (100 %) Feuchtigkeit normale Infektionen ergeben (Fromme 1913). Andere Sporen dagegen können auch noch bei Feuchtigkeitsgraden von etwa 75 % gut keimen, so z. B. die von *Erysiphe graminis*, dem Erreger des echten Melhtaues an den Getreide-

arten. Der untere Feuchtigkeitsgrad, bei dem die Sporenkeimung der Parasiten noch möglich ist, scheint im allgemeinen bei 90—95% zu liegen. Die Sporenkeimung hängt aber noch von zahlreichen anderen Faktoren ab, so z. B. auch von der physiologischen Reife der Sporen und ihrem Alter, sowie ihrer Aufbewahrung. Die Sporen zahlreicher Arten sind schon unmittelbar nach ihrer Entstehung keimfähig, andere dagegen brauchen eine längere Keimruhe, während welcher sich ein Reifeprozeß vollzieht. Worauf die Reifung der Sporen beruht, ist noch im einzelnen recht dunkel. Doch scheint vor allem der Quellungszustand des Sporenpurasma von ausschlaggebender Entscheidung zu sein. Die Brandsporen der vielen Brandpilze scheinen eine längere Ruheperiode durchmachen zu müssen; so beträgt die Ruheperiode von *Ustilago striaeformis* etwa 240 bis 265 Tage. Andere Sporen wiederum büßen im Laufe der Zeit ihre Keimfähigkeit ganz oder teilweise ein; so z. B. brauchen nach Brown (1922) sechs Wochen alte Konidien von *Botrytis cinerea*, die an zahlreichen Pflanzen Keimlingskrankheiten hervorruft, doppelt so lange zum Keimen, wie 10 Tage alte. Manche Sporen verlieren schon nach wenigen Tagen ihre Keimfähigkeit. Die Sporenkeimung hängt weiterhin von der Temperatur ab; besonders bei den Rost- und Brandpilzen wird durch die Temperatur nicht nur die Keimfähigkeit als solche beeinflußt, sondern auch die Art und Weise der Keimung ist weitgehend von der Temperatur abhängig. In allen Fällen zeigt sich ein Temperaturminimum, -optimum und -maximum, die beispielsweise bei *Ustilago Avenae* bei 4—5° bzw. bei 15—28° und bei 31—34° liegen. Das Optimum der Brandpilze liegt im allgemeinen bei etwa 20—25° und das Maximum bei etwa 32°, doch kommen bei einzelnen Arten erhebliche Abweichungen vor. Besonders weite Temperaturspannen umfaßt die Basidiosporenkeimung mancher holzzerstörenden Pilze. So liegt bei den Sporen von *Lenzites sepiaria* und *L. abietina* das Minimum bei 5 bzw. 3°, das Optimum bei 34 bzw. 32° und das Maximum bei 46 bzw. 40°. Das Maximum für die Sporenkeimung bei *Lenzites thermophila* liegt endlich bei 50°. Bei manchen parasitischen Ascomyceten liegt das Keiminimum nahe am Nullpunkt, so z. B. bei *Mycosphaerella brassicicola* bei 0—2,2°. Neben diesen Faktoren haben auch das Licht und die Reaktion des Zellsaftes usw. einen Einfluß auf die Sporenkeimung. Die meisten Sporen scheinen sowohl bei Licht als im Dunkeln gleich gut zu keimen, andere dagegen werden durch die Einwirkung des Sonnenlichtes in der Keimkraft geschädigt.

Das Eindringen des Parasiten in die Pflanzen kann sich auf verschiedene Weise vollziehen. Manche Pilze sind nur in der Lage, durch schon vorhandene Öffnungen in den Wirt einzudringen, seien es Spaltöffnungen, Lentizellen oder Wunden. So dringt z. B. *Cercospora beticola* nur durch die Spaltöffnungen in den Wirt ein und verbreitet sich dann interzellulär und später auch intrazellulär. Manche Pilze leben in der Pflanze nur interzellulär und senden in die Zellen nur Haustorien von verschiedener Gestalt (vgl. diese), so *Botrytis cinerea* u. a. Viele Pilze dagegen leben intrazellulär. Viele Pilze sind auch befähigt, von außen her unmittelbar in die Zellen einzudringen, ohne erst durch irgendwelche Öffnungen ihren Weg ins Innere der Wirtspflanzen nehmen zu müssen. Das Eindringen der Hyphen dieser Pilze erfolgt durch Enzymausscheidungen, die die Zellwände auflösen und so dem Pilz den Weg in die Zellen bahnen. Manche Pilze dringen dagegen in die Pflanzenzellen dadurch ein, daß sie mechanisch die Kutikula der Wirtspflanze durchbohren, so z. B. *Botrytis cinerea* (vgl. Abb. 21 D). Hier keimt die Konidie mit einem kurzen Keimschlauch, der sich allmählich mit einer gelatinösen Hülle umgibt, mit der er fest an die Kutikula angepreßt wird. Nunmehr krümmt sich die Spitze des Keimschlauches der Kutikula zu und bildet eine Art spitzen Perforatoriums. Dann bemerkst man, daß in der Kutikula eine leichte Eindellung unter der Keimschlauchspitze entsteht und die Kutikula ohne irgendwelche chemischen Vorgänge mechanisch durchbrochen wird. Unter der durchbrochenen Epidermisaußenwand schwilkt die Pilzhyphe wieder zu ihrem alten Umfange an, während der Teil des Keimschlauches, der innerhalb der Wand der Epidermis liegt, dauernd dünn und perforatoriumartig bleibt. Nach dem Eindringen beginnt der Pilz sofort sein Zerstörungswerk, und die Pflanze zeigt zuerst lokale Nekrosen, die sich als Verfärbungen oder Fäulnisstellen oder als ein allgemeines Welken kennzeichnen. Manche Brandpilze verursachen aber zunächst keinerlei sichtbare Schädigungen der Pflanzen, sondern wachsen innerhalb des wachsenden Wirtes bis in die Blütenstände empor und beginnen

erst in der Blüte ihr Zerstörungswerk. Es unterbleibt dann der Samenansatz und an Stelle der Samen sind die Fruchtknoten mit den Brandsporen ausgefüllt (Abb. 188), sogenannte Brandputten (z. B. beim Mais, Steinbrand des Weizens u. a.). Zerfällt das von den Brandsporen durchwachsene Samenkorn schon bald und die Sporen

stäuben aus, so spricht man bei den Brandpilzen von sogenanntem Flugbrand; bleibt dagegen das Korn als solches erhalten und die Sporenmasse von der Samenschale umschlossen, so spricht man von Steinbrand. Der schädliche Einfluß des Pilzbefalles tritt in einer Schädigung des Wachstums der Pflanze zutage, oder in krebsartigen Geschwülsten, in allgemeinem Welken und Vertrocknen, in Verfaulen oder in Sterilität der Wirtspflanzen u. a. m.

Manche Pilze verursachen auf den befallenen Pflanzen eigenartige Gebilde, die man als Gallen bezeichnet; andere Mißbildungen sind die sogenannten Hexenbesen, die insbesondere durch verschiedene *Taphrina*-Arten verursacht werden und in einer Verzweigungssucht der befallenen Pflanzenstelle bestehen. So bildet *Taphrina betulinus* auf *Betula pubescens* Hexenbesen, *T. Carpi* auf *Carpinus betulus* bis zu 1 m im Durchmesser große Hexenbesen, *Taphr. Pruni* verursacht die Bildung der sogenannten Narrentaschen auf *Prunus domestica* (Abb. 189 A), indem die Fruchtknoten nicht zu normalen, sondern zu geschrumpften lederigen bräunlichen Früchten werden. *Taphrina Alni-incanae* verursacht ein bandartiges fleischiges Auswachsen der Fruchtschuppen auf *Alnus incana* und *A. glutinosa* (Abb. 189 B). *Claviceps purpurea* wandelt die Früchte der Getreide, besonders von *Secale cereale* (Roggen), in sklerotienartige Körper, in das sogenannte Mutterkorn um, aus denen dann später die perithecientragenden Köpfchen hervorwachsen. *Ustilago Zeae* (Beckm.) Unger verursacht die Ausbildung sogen. Brandbeulen; die Maiskolben schwollen zu faust- bis kopfgroßen Gebilden an, und die Körner sind von den Brandsporen erfüllt (Abb. 188). *Ustilago violacea* verursacht in den weiblichen Blüten von *Melandrium album* die Ausbildung von Antheren, die sonst fehlen. Die Antheren sind nicht mit Pollenstaub gefüllt, sondern mit den Brandsporen des Pilzes. Mit diesen Beispielen seien die Ausführungen über die Ökologie der Pilze abgeschlossen.

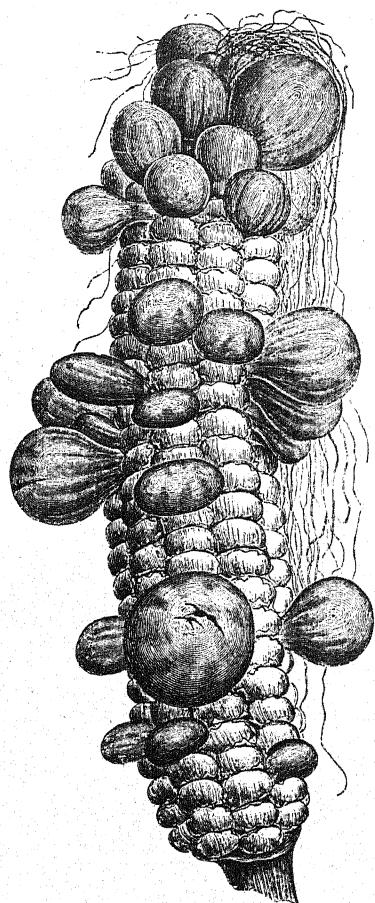


Fig. 188. Maiskolben mit Brandputten von *Ustilago Zeae* (Beckm.) Unger. (Nach Dietel aus Pfl.fam. 2. Aufl.)

## Nachträge zu Band 5a I.

Zu Seite 40 Zeile 4 von oben: K. Björling („II. Studier av Utvecklingshistoria och Variation hos Sclerotinia Trifoliorum“, in Statens Växtskyddsanstalt, Meddelande Nr. 37, Stockholm 1942) bestätigt bei *Sclerotinia Trifoliorum* die Richtigkeit meiner Auffassung, daß die Haken weiter nichts als Vermehrungsorgane der sporen erzeugenden Elemente, der Asci, sind.

Zu Seite 63 Zeile 2 von oben: Wahrscheinlicher dürfte es sich in den Fällen, in denen die Meiosis der 3. Teilungsschritt zu sein scheint, um eine Verschiebung der tertiären Kernspindeln oder Kerne handeln und so eine Meiosis im 3. Teilungsschritt vorgetäuscht werden.

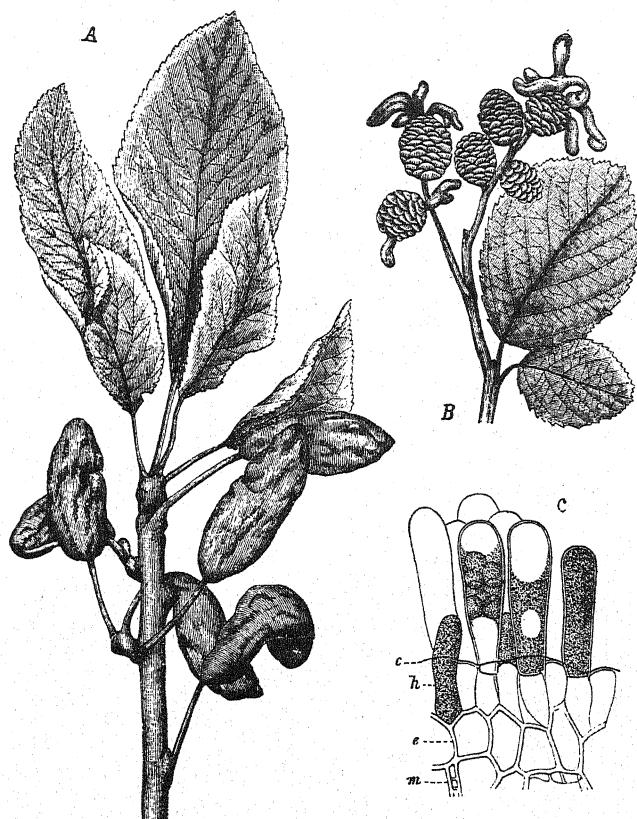


Fig. 189. A Zweig von *Prunus* mit zu Narrentaschen verunstalteten Früchten, durch *Taphrina Pruni* Tul. hervorgerufen. B Kätzchen von *Alnus*, bei denen einzelne Schuppen unter der Einwirkung von *Taphrina Alni* Kühn fleischig ausgewachsen sind. C *Taphrina Pruni* Tul., Ascuslager (c Cuticula, h junger Ascus, e Zellgewebe des Wirtes, m intrazellulare Mycel des Pilzes). (A, B nach Schröter, C nach De Bary; aus Pfl.fam. 1. Aufl.)

Auf Seite 180 vor dem Absatz „Während sich bei den genannten Formen . . .“ füge ein:

Wesentlich anders verläuft die Befruchtung bei *Ascobolus carbonarius* Karst. (Fig. 116 B). Ein Antheridium ist hier nicht mehr vorhanden, sondern die Trichogyne eines schraubigen Ascogons wächst auf eine Konidie, die auf einem dünnen Stiel abgegliedert ist, zu und kopuliert mit ihr (Dodge 1912). Der Pilz ist diözisch (Betts 1926). Völlig apandrisch entwickelt sich *Ascobolus citrinus* (Schweizer 1923). Das Ascogon besteht aus mehrkernigen Zellen und hat bogenförmige Gestalt (Fig. 116 C). Eine Zelle zeichnet sich durch besonders reichen Plasmehalt aus. In den Querwänden der einzelnen Zellen treten nunmehr Poren auf, und die Kerne der übrigen Ascogonzenellen wandern in die plasmareiche Zelle. Hier paaren sie sich; und aus dieser Zelle allein entspringen die ascogenen Hyphen. Die Befruchtung verläuft also parthenogam. Mit dieser Art stimmen überein *Asc. glaber* Pers. (Dangeard 1907), *Asc. immersus* Pers. (Fig. 116 E) (Ramlow 1915), *Asc. Winteri* Rehm (Dodge 1912) und *Ascophanus carneus* Pers. (Ramlow 1915). Bei letzterer Art wandern die Kerne der übrigen Ascogonzenellen nicht in eine einzige, sondern in mehrere Ascogonzenellen über, von denen die ascogenen Hyphen entspringen.

Rein autogam sind *Ascophanus ochraceus* Boud. (Dangeard 1907), *Thelebolus stercoreus* Tode (Fig. 116 F) (Ramlow 1915) und *Saccobolus violaceus* Boud. (Dangeard 1907). Hier findet in einer einzigen Zelle des Ascogons Kernpaarung statt. Ähnlich verhält sich *Thecotheus Pelletieri* Cr. (Overton 1906), nur findet in mehreren Ascogonzellen autogame Kernpaarung statt, und dementsprechend entspringen auch mehreren Zellen die ascogenen Hyphen (Fig. 116 G).

Zu Seite 315 III 1 A. Hierher gehören auch die *Dacryomycetaceae* und *Tulasnellaceae*.

## Register zu Band 5a I.

Die mit einem \* versehenen Seitenzahlen beziehen sich auf Abbildungen.

- Aaskäfer 293
- Ableitung der Holobasidie 78
  - der Phragmobasidie 79
- Absidia 30
  - spinosa 136\*, 139, 140, 141\*
  - septata 29\*
- Abstammungstafel 312, 313
- Acervulales 299
- Acervulus 52, 178, 241, 248, 259
- Acetabularia 262
- Achlya 48, 122, 123
  - americana 123, 123\*, 124
  - aplanes 48
  - bisexualis 125
  - Debaryana 124
  - hypogyna 124
  - polyandra 320
  - racemosa 48, 124
- Achroomyces 270
- Adelphogamie 100, 153
- Aecidien 60, 192, 196
- Aecidiosporen 60
- Aecidites 310
- Aecidium 60, 192, 196
  - Grossulariae 193\*
- Aequationsteilung 14
- Agaricaceae 16, 277, 278, 283, 284, 309, 310, 322, 323, 324
- Aggressivität 341
- AG-Komplex 173, 175, 230
- Ahorn 259, 338
- Aithaloderma 249
- Akinetangium 45, 111
- Akineten 45, 111
- Albugo 53, 59, 132
  - Bliti 131, 132, 132\*
  - candida 32\*, 131, 132\*
  - Lepigoni 132
  - Portulacae 54\*, 131, 132
  - Tragopogonis 131
- Aleuria wisconsinensis 180
- Aleurodiscus amorphus 27, 27\*
  - polygonius 221
  - sparsus 27, 27\*
- Algen 303
  - alkalische Gärung 335
  - alkoholische Gärung 334
- Allium 327
- Allomyces 116
  - arbuscula 117, 117\*
  - Generationswechsel 96, 97
  - javanicus 96, 116, 116\*
  - Kniepii 117
  - Alnus glutinosa 344
    - incana 344
  - Kätzchen 345\*
  - Alternaria tenuis 342\*
    - alternative Reaktion 173
  - Amanita 281, 322, 325
    - mappa 336
    - muscaria 6, 7, 8, 10, 11, 279, 325, 336
    - pantherina 6, 7, 10, 323
    - phalloides 7, 9, 10, 281, 336
    - rubescens 281\*
    - Toxin 10
    - Zusammensetzung 8
  - Amanitaceae 283
  - Amanitin 9
  - Amanitopsis 281
  - Amauroascus verrucosus 158, 158\*, 236
  - Ambrosiapiile 331
  - Ameisen 330
  - Ameisensäure 6
  - Ameisensymbiose 330
  - Amerosporae 299
  - Amoebochytrium 45
    - Zoosporen 45
  - Amphigyn 128
  - Amphimixis 100
  - Amphitän 13
  - Amylase 11
  - Amylomyces 11
  - Anaphase 12
  - Anastomosenbildung 5
  - Ancylistaceae 47, 120, 303
    - Zoosporen 47
  - Ancylistes Closterii 121, 121\*
    - Planetismus 47
  - Androdiözie 189
  - Androgynie 123, 128
  - Androtermon 136
  - Aneurin 329
  - Anfälligkeit 341
  - angiokarp 233, 236, 270, 278
  - Anhangszelle 108, 110, 121
  - anhist 236
  - Anisogamie 97, 99
  - anisomorph 100
  - Anlockungsstoff 136
  - annuell 234
  - Annulus inferus 279, 283
    - mobilis 279
    - superus 281
  - Anobien 332
  - Antherenbrand 212
  - Antheridium 119
  - Anurella 331
  - Apfelsäure 6
  - Aphanoascus 236
    - cinnabarinus 159, 159\*
  - Aphanomyces 123
    - campostylus 128
    - cladogamus 128
    - cochlioides 128
    - laevis 320
  - Raphani 128
  - Aphragmium 49
  - Apikalkopulation 185
  - Apikal-Lateralkopulation 135
  - Aplanes 48, 123
    - Braunii var. Mindenii 124
  - Aplanetismus 46
  - apogam 97, 100, 145
  - Apogamie 97, 100, 145
  - Apomixis 99, 100
  - Apothecienhöhle 259
  - Apothecium 256
  - Apozymase 334
  - Appendix 301
  - Appressorium 30
  - Apus 269
  - Arachniaceae 291
  - Arachniotes aureus 158, 236
  - Araiopsis pulchra 126, 126\*
  - Arbuskel 329
  - Archikarp 145, 186, 239
  - Archilegnia 124
  - Archimycetes 15, 103ff., 302, 303
  - Armillula 281
  - Armillaria 279
    - mellea 5, 20\*, 34, 284, 339, 340
  - Artenminimum 320
  - Arthrosporium albicans 53\*
  - Artocarpus 129

- Arum 327  
 Ascidien 331  
 Ascobolaceae 259  
 Ascobolus carbonarius 99, 181\*  
   345  
   — citrinus 100, 181\*, 345  
   — furfuraceus 65\*, 92, 180  
   — glaber 180, 345  
   — immersus 70\*, 181\*, 345  
   — magnificus 180, 181\*  
   — strobilinus 180  
   — Winteri 345  
 Ascocorticium 258, 260, 262,  
   267, 275, 307, 309  
   — albidum 261\*  
 Ascodesmis nigricans 180, 181\*  
 ascogenes Gewebe 146  
 Ascogon 145  
 Ascohymeniales 62, 239, 307  
 Ascoidea 67, 69, 78, 304, 305  
   — rubescens 50\*, 51\*, 150,  
     151\*  
 Ascokarp 257  
 Ascoloculares 62, 239, 246, 307  
 Ascomycetes 144ff.  
   — Fruchtkörper 236ff.  
 Ascophanus aurora 180  
   — carneus 345  
   — ochraceus 346  
 Ascoscleroderma cyanosporum  
   251, 253\*  
 Ascosporen 61  
   — Entstehung 62ff.  
   — Form 69  
   — Harpertyp 62  
   — Ophiostomatyp 62, 63  
   — Phylactiniatyp 62  
   — Tubertyp 62, 63  
 Ascozonus species 65\*  
 Ascus 61ff.  
   — Amyloidreaktion 64  
   — Curvaseentyp 61  
   — Dipodascus 67  
   — Endomyces 67  
   — eukarpischer 62  
   — Galactiniatyp 61  
   — holokarpischer 62  
   — inoperculat 64  
   — Laboulbeniatyp 61  
   — operculat 64  
   — Ophiostomatyp 62  
   — Pericystis 66  
   — Peziza-catinus-Typ 61  
   — Protomyces 64  
   — Pyronematyp 61  
   — Rectascentyp 61  
   — Saccharomycetes 67  
   — Taphrina 69  
   — Zellulosereaktion 64  
 Aseroë 298  
 Aspergillaceae 236, 307, 336  
 Aspergillus 59, 92, 236, 324  
   — flavus 162  
   — fumarius 6  
 Aspergillus herbariorum 160\*,  
   162  
   — nidulans 11, 237, 237\*  
   — niger 6, 10, 11  
   — Oryzae 7, 11  
   — repens 162  
   — Wentii 11  
 Asterinae 256  
 asterinoid 256  
 Asterostromella gallica 27, 27\*  
 Asteroxylon Mackiei 310  
 Astraeus 289  
   — stellatus 6  
 Atmung 333  
 Atractium flammeum 53\*  
 Atromentin 8  
 Atta sexdens 330, 331\*  
 Auricularia 74\*, 76, 79, 82, 83,  
   84, 85, 270, 309  
   — Auricula-Judae (syn. Hir-  
     neola) 7  
   — mesenterica 219  
 Auriculariabasidie 76, 83  
 Auriculariales 270, 309  
 äußere Hülle 279  
 Autobasidie 75  
 autözisch 194  
   — Rostpilze 97  
 Autogamie 97, 100, 145, 184  
   — azytogame 100  
   — zytogame 100  
 Autolyse 278  
 Automixis 100  
 autoxen 194  
 Azygospore 133  
 Azygote 106, 133, 143  
 Bagnisiella 247\*, 249  
   — australis 250\*  
 Bagnisiopsis 250  
 Balladyna Gardeniae 30\*, 31  
 Balsamia platyspora 263, 264\*  
 Basalkragen 51  
 Basalvolva 283  
 Basalzelle 196, 199  
 Basidie 71  
   — akrospore 75, 76  
   — dimere 75  
   — Formen 73ff.  
   — Keimschlüche 80ff.  
   — monomere 75  
   — Phylogenie 77ff.  
   — pleurospore 75, 76  
   — der 1. Linie 80ff.  
   — der 2. Linie 81ff.  
   — der 3. Linie 82ff.  
 Basidienstand 274  
 Basidientypen 79ff  
 Basidiobolaceae 144, 303  
 Basidiobolus 100  
   — ranarum 59, 144, 144\*  
 Basidiomycetes 190ff., 265ff.,  
   324  
 Basidiophora 130  
 Basidiosporen 71  
   — Abschleuderung 72ff.  
   — Bildung 71ff.  
   — Keimung 73  
   — Zahl 75  
 Bastardierung 189  
 Battarea 286  
 Baummycorrhiza 324, 325, 327  
 Bechertyp 192, 196  
 Befruchtung, doppelte 146, 178  
 Befruchtungsschlauch 120  
 Benzoesäure 6  
 Betain 10  
 Beta vulgaris 195  
 Betula pubescens 344  
 Beweglichkeitsstoff 136  
 Biergärung 335  
 Bierhefe 10, 11  
 Bilineurin 9  
 Biotin 329  
 Biotyp 341  
 bipolar 213  
 Bipolarität 101, 220  
 Birke 325, 337, 338  
 Blakeslea 50, 55  
   — trispora 54\*  
 Blasenbalgmechanismus 50  
 Blasenhülle 237  
 Blastocladiaceae 5  
 Blastocladiaceae 20, 47, 116,  
   303  
   — Zoosporen 47  
 Blattfleckenerreger 342  
 Blattschniederameisen 330,  
   331\*  
 blematogene Schicht 279  
 Bletilla hyacinthina 328  
 Blumenavia rhacodes 293  
 Bodenbeschaffenheit 323  
 Bodenfeuchtigkeit 323  
 Bodenpilze 321  
 Bodenreaktion 323  
 Boletaceae 273, 275, 277, 284,  
   309, 322  
 Boletochinon 8  
 Boletol 7, 8  
 Boletus 8, 76, 323, 331  
   — badius 325  
   — bovinus 7  
   — edulis 6, 7, 10, 11, 324, 337  
   — elegans 11, 325, 327, 329  
   — granulatus 325  
   — luridus 7, 10  
   — luteus 325, 327  
   — satanas 7  
   — scaber 337  
   — variegatus 325  
   — versipellis 337  
   — viscidus 325  
   — vitellinus 26  
 Bombardia 205, 301, 304  
   — lunata 59\*, 60, 99, 174\*,  
     175  
 Borkenkäfer 331, 332

- Borsten 257  
 Botryosphaeria 247\*  
 Botrytis cinerea 30, 30\*  
 Boudiera areolata 23\*, 70\*  
 Bovist 28  
 Bovista nigrescens 28\*  
 Brachybasidiaceae 272  
 Brachybasidium, Basidie 81  
 — Pinangae 79  
 Brachy-Form 194, 198  
 Brandbeulen 344  
 Brandpilze 102, 215, 216  
 Brandputten 344  
 Brandsporen 284  
 Brefeldsche Theorie 77  
 Bremia 130  
 Brevilegnia diclina 124  
 Broomeia congregata 292\*  
 Buche 325, 327, 338  
 Bukett 13  
 Bulgaria inquinans 6, 7, 8  
 Bulgariin 7  
 Bulgarcoerulein 8  
 Buntsandstein 325  
 Bursin 9
- Caeomatypp 192, 196, 197  
 Calluna 330  
 Calocera 6, 272  
 — cornea 72\*  
 — viscosa 6, 7  
 Calostoma 289  
 — cinnabarinum 290\*  
 — lutescens 290\*  
 Calostomataceae 286  
 Calvatia gigantea 291, 322  
 Calyptospora Goeppertiana 201\*  
 Cantharellaceae 275  
 Cantharellus 78, 79, 284, 309  
 — Basidie 75  
 — cibarius 6, 10, 75  
 — tubiformis 75  
 Capillitium 27  
 — Fasern 251, 283  
 Carica 129  
 Carotin 141  
 Carotinoide 7  
 Carpinus Betulus 344  
 Carpospore 235  
 Cattlyca 328  
 Cellulase 11  
 Cenococcum graniforme 330  
 Centriole 12  
 Centrosom 12, 63  
 Centrosphaere 12, 63  
 Cephalosporium Constantini 336  
 Cephalothecaceae 307  
 Cerase 272  
 Ceratomyces 187  
 Cercospora beticola 341, 342,  
 343
- Chaetocladium 52, 55  
 — Brefeldii 57\*  
 Chaetomiaceae 168, 240  
 Chaetomium 21, 32, 71, 238,  
 240  
 — bostrychoides 168, 241\*  
 — globosum 22\*  
 — Kunzeanum 18\*, 20, 96,  
 168, 169, 170, 240, 241\*  
 Champignon 9, 10, 322, 323,  
 336, 337  
 — Kultur 336  
 Chemomorphose 135  
 Chiastobasidiales 75  
 Chiastobasidie 75, 76, 273  
 Chitin 5, 119  
 Chitinpilze 5  
 Chitosan 5  
 Chitose 5  
 Chlamydomonas 136, 140  
 Chlamydosporen 42, 64, 143,  
 148, 156  
 Chlorophyceae 302, 313  
 Chlorosplenium aeruginosum 8,  
 11  
 Choanephora infundibulifera  
 56\*  
 Choiromyces 265, 308  
 — venosus 266\*  
 Cholesterin 7  
 Cholin 7, 9  
 Cholinqecksilberchlorid 10  
 Chromatidale Mutation 173  
 Chromatin 11  
 Chromidien 12  
 Chromosomen 15  
 Chromosomenstückaustausch  
 173  
 Chrysomyxa Abietis 198\*, 200  
 — Rhododendri 201\*  
 Chytridiales 15, 109, 303, 321  
 — Zoosporen 44  
 Chytridium Characii 110  
 — Spirotaeniae 110  
 Citrinin 8  
 Citromyces 8  
 Citromycetin 8  
 Citronensäure 6  
 Cladochytriaceae 15, 303  
 Cladochytrium 45  
 — tenue 44\*  
 — Zoosporen 45  
 Clathraceae 284, 293  
 Clathrus ruber 296\*  
 Claudopus 284  
 Clavaria 79, 275  
 — cinerea 271\*  
 Clavariaceae 272, 273, 277, 283,  
 309, 324  
 Claviceps 249  
 — purpurea 6, 7, 10, 11, 166,  
 169\*, 344  
 Clavicipitales 308  
 Clitocybe laccata 323
- Clitocybeae 278  
 Clonostachys Auracariae 331  
 Clypeus 253  
 Cocos 130  
 Coenozentrum 126, 131  
 Coenozygote 144  
 Colamin 7  
 Coleopteren 293  
 Coleosporiaceenbasidie 84  
 Coleosporium 79, 84, 199  
 — Euphrasiae 201\*  
 — Sonchi 200  
 Collenchymschicht 287, 289  
 Collybia 234, 323, 331  
 — conigena 26  
 — esculenta 26  
 — radicata 323  
 Columella 50, 291  
 Complectoria 58  
 Conidiobolus 58  
 — species 58\*  
 Coniophora 96  
 — cerebella 34, 37, 339  
 Conjugaten 321  
 Coprinaceae 274, 278, 309  
 Coprinus 59, 191, 205, 244, 274,  
 278, 279, 281, 295, 324, 337  
 — atramentarius 24\*, 25  
 — comatus 220  
 — lagopus 222  
 — micaceus 23\*, 26  
 — picaceus 225  
 Cordyceps 168  
 — agariciformia 168  
 — militaris 168  
 Coreliales 299  
 Corethromyces Cryptobii 301\*  
 Coronophorales 308  
 Corticiaceae 267, 275, 309, 324  
 Corticum seriale 34  
 — serum 100, 216, 217\*  
 — vagum 192, 268\*  
 — varians 37  
 — Typ 216  
 Cortina 279, 283  
 Cortinarius 279  
 Cozymase 334  
 Craterellus cornucopoides 75,  
 322  
 — lutescens 75  
 — tubiformis 75  
 Craterocolla 270  
 Crepidotus 284  
 Cronartiaceae 200  
 Cronartiaceenbasidie 84  
 Cronartium 74\*, 76, 84, 199  
 — flaccidum 201\*  
 — ribicola 84, 195\*, 197, 199,  
 200  
 Crucibulum 291  
 — vulgare 292\*, 295  
 Cryptomyces Pteridis 177, 178\*  
 Ctenomyces serratus 30, 159,  
 236, 237\*

- Cubonia brachyasca 180  
 Cucurbitaria 247\*  
 Cudonia 260  
 — circinans 262  
 Culiciden 332  
 Cunninghamhamella Bertholletiae 54\*  
 Cyathus striatus 289, 290\*, 295  
 Cycloschizon Alyxiae 255\*  
 Cylindrocystis Brebissonii 110  
 Cymathodea Trifolii 164  
 Cymbidiinae 329  
 Cyphella 275  
 Cyphellaceae 27, 277  
 Cypripedium 328  
 Cystiden 23 ff., 267, 274  
 — Gestalt 26  
 Cystobasidiaceae 42  
 Cystobasidium 55\*, 79, 84, 85, 270  
 — Basidie 84, 85  
 Cystosorus 45, 109  
 Cytase 11  
 Cyttaria Gunnii 259\*  
 Dacryomitra 272  
 — glossoides 271\*  
 Dacryomyces 80, 74\*, 272  
 — Basidie 74\*, 80  
 — chrysocomus 271\*  
 — stillatus 7  
 Dacryomycetaceae 346  
 Dacryomycetales 270, 272  
 Dacryomycetes 309  
 Daedalea 284, 277  
 Daldinia 245  
 Dasycladus clavaeformis 101  
 Dauerspore 103  
 De Barysche Theorie 77  
 Deckzellen 197  
 Delastria rosea 70\*  
 Dematiaceae 300  
 Dendrobium 129  
 Dendroctenus ponderosae 8  
 Dendrophysen 27  
 Dendrosphaera Eberhardtii 250, 252\*  
 Dendrothele griseo-cana 26\*, 27  
 Dermatea Cerasi 259\*  
 Dermateaceae 308  
 Dermocybe sanguinea 7  
 Dermocystin 7  
 Desmidaceen 321  
 Deuterogamie 145  
 Diakinese 14  
 Dianthus deltoides 212  
 diapodial 115  
 Diaporthe Berlesiana 244, 244\*  
 — leiphaemia 244\*  
 Diatomeen 321  
 Diatrypaceae 243  
 Diatype 244  
 — disciformis 243, 243\*  
 Diatrypella 244  
 Dickkopfweizen 341  
 Dictyolus 309  
 Dictyophora 295  
 Dictyuchus 48, 123  
 — monosporus 124ff., 124\*  
 Didymosporae 299  
 Dihyphidie 220ff.  
 Dikaryobionten 97  
 Dikaryont 191, 195  
 Dikaryophase 20, 95  
 dikaryotische Phase 146  
 diklin 123  
 Diklinie 123, 128  
 Dimeromyces 188  
 Dimerosporium Veronicae 256\*  
 Dimorphismus 45, 122  
 Diözie 97  
 Dioicomycetes spinigerus 188  
 Diplanthesmus 122  
 Diplobiontiae 150  
 Diplodinia Castaneae 298\*  
 Diplophyctis intestina 15, 16\*  
 diplostromatisch 243  
 Dipodascaceae 304, 305, 306  
 Dipodascus 69, 78  
 — albidus 67, 68\*, 151, 152\*, 305  
 — uninucleatus 67, 151, 152\*, 305  
 Dipteren 293  
 Discinia 262  
 Discomyces 23, 257, 308  
 Discula Platani 241, 242\*  
 Discus 257  
 Disjunktior 53, 59  
 — Zelle 196  
 Ditiols 272  
 — radicata 271\*  
 Doassansia 284  
 — Alismatis 213  
 Doppelte Befruchtung 93ff., 146, 179  
 Dothideaceae 246, 249  
 Dothioraceae 249  
 Drüsen 25  
 Durchbrechungskopulation 102, 191, 224  
 Durchwachsung 49  
 Ectocarpus 124  
 — siliculosus 101  
 Ectoplacodium 245  
 Ectosphaere 52  
 Ectostroma 243  
 Ectrogella Lichenophorae 48  
 — perforans 320  
 — Planetismus 47  
 Ei 120  
 Eichen 337, 338  
 Eidamella spinosa 159  
 einhüttig 284  
 ektotroph 325  
 Elaphomyces 251  
 — cervinus 7, 254\*
- Elaphomycetaceae 162, 250, 251, 307  
 Elasmomyces 295  
 — krjukowensis 296\*  
 — Mattirolianus 296\*  
 Elateren 286  
 Emodin 7  
 Empfängnisfleck 126  
 Empfängnishyphe 61, 174  
 Empusa 58  
 — Fresenii 143, 143\*  
 — Muscae 59  
 Emulsin 11  
 Enarthromyces 187  
 Endoascus 62  
 Endo-Form (Uredineen) 194, 198  
 Endogonaceae 303  
 Endogone 235, 250, 284, 305  
 — lactiflua 142, 142\*, 305  
 — macrocarpa 237\*  
 — pisiformis 142  
 endogyn 113  
 Endomyces 67, 68, 68\*, 78  
 — capsularis 153\*  
 — fibuliger 152, 153\*  
 — Magnusii 152, 153\*, 305  
 — Lindneri 101  
 Endomycetaceae 304, 305, 306  
 Endoperidie 289, 291  
 Endophlycteae 15  
 Endophyllum Centranthi-rubri 199, 203  
 — Euphorbiace-silvaticae 197, 199, 203  
 — uninucleatum 203  
 — Semperivi 101, 197, 199, 203  
 — Valerianae-tuberosea 199, 203  
 Endoplacodium 245  
 Endosphaere 52  
 Endospor 43  
 Endospore 40  
 Endostigme (= Venturia) 247, 248, 249  
 — inaequalis 164, 165\*, 248  
 Endostigmatyp 247ff.  
 Endothia 244  
 endotrophe Mycorrhiza 327  
 Energiumsatz 333  
 Entmischung 182  
 Entomophthora 58, 59  
 — americana 143\*  
 — fumosa 144  
 — occidentalis 143, 143\*  
 — sepulchralis 144  
 Entomophthoraceae 57, 143, 303, 332  
 Entostroma 243ff.  
 Entyloma 42, 210  
 — Calendulae 212  
 — Glauci 211\*  
 — Nymphaeae 211\*

- Entyloma Ranunculi 212  
 Enzymbildung 339  
 Enzyme 333  
 Enzymgene 172  
 Enzymwirkung 339  
*Eocronartium* 270  
 — *muscicola* 77  
*ephemer* 234  
*Epiascus* 64, 148, 157  
*epigyn* 113, 116  
*Epiphragma* 291  
*Epiplasma* 63, 153  
*Epistroma* 243ff.  
*Epithecum* 257  
*Epithele Typhae* 26\*, 27  
*Eremascus albus* 152  
 — *fertilis* 151, 153\*, 305  
*Ergochrysin* 8  
*Ergotamin* 10  
*Ergotaminin* 10  
*Ergotinin* 10  
*Ergotoxin* 10  
*Ericaceae* 327, 330  
*Ericaceenmycorrhiza* 330  
*Ericaceensamen* 330  
*Ernobia Abietis-Hefe* 332\*  
*Erysiphaceae* 31, 39, 164  
*Erysiphe* 21  
 — *Cichoriacearum* 62\*  
 — *graminis* 31, 342  
 — *Heraclei* 31, 32\*  
 — *Martii* 12\*, 31, 32\*  
 — *nitida* 165  
 — *Polygoni* 165  
*Espe* 337  
*Essigsäure* 6  
*Essigsäuregärung* 336  
*Euascomycetes* 156ff., 303  
*Euascus* 61  
*Eubasidiomycetes* 216ff.  
*Eu-Form (Uredineen)* 194  
*Eugamie* 100  
*Euglena* 112  
*eukarp* 112  
*Eukarpie* 44, 109  
*Eumycetes, Phylogenie* 302ff.  
*Eurotium* 162  
*Euryachora* 247\*  
*Euthallophyta* 302  
*Eu-Tuberaceae* 308  
*Excipulales* 300  
*Excipulum* 258  
*Exidia* 270  
 — *glandulosa* 268\*  
 — *truncata* 270  
*Exoascus* 62  
*Exobasidiaceae* 267, 309  
*Exobasidium Vaccinii* 268\*  
*Exogamie* 100  
*exogyn* 114  
*Exoperidie* 289, 291  
*Exospor* 43  
*Exosporen* 40  
*Fagin* 9  
*Farbstoffbehälter* 35  
*Faserhyphen* 21  
*Faserschicht* 287, 291  
*Femsjonia* 272  
 — *luteo-alba* 271\*  
*Fermente* 11ff.  
*Fettbehälter* 35  
*Fichte* 325, 327, 329  
*Fistulina* 277  
 — *hepatica* 35, 276  
*Flächenfruchtkörper* 265ff.  
*Flagellatae* 302  
*Flammenkrone* 142, 235  
*Flechtensymbiose* 330  
*flexuous hyphae* 191, 205  
*Fliegenpilz* 10, 11, 281, 336  
*Florideae* 302, 304  
*Flugbrand* 344  
*Fomes* 234, 277, 316, 323  
 — *fomentarius* 11  
 — *igniarius* 339  
 — *megalosporus* 26  
*formae speciales* 165  
*Fruchtkörperhüllen* 278ff.  
*Fruchtscheibe* 263  
*Frühjahrsorchel* 9  
*Fumarsäure* 6  
 — *Gärung* 336  
*Fungi imperfecti* 295, 324  
*Fungisterm* 7  
*Funiculus* 285, 291  
*Fusarium* 6, 7  
 — *angustum* 331  
 — *avenaceum* 342  
 — *Equiseti* 331  
 — *nivale* 342  
 — *oxysporum* 331  
 — — *var. aurantiacum* 331  
*Fusicladium dendriticum* 248,  
 279\*  
*Fusicoccum veronense* 241  
*Fußkrankheiten* 342  
  
*Gärung* 333  
 — Formen 334ff.  
 — alkoholische 334, 335  
 — Enzyme 334  
*Galactinia succosa* 61  
*Gallen* 344  
*Gallertschicht* 293  
*Gametangiogamie* 100, 110, 111  
*Gametangium* 43, 133  
*Gameten* 43  
*Gameto-Gametangiogamie* 99  
*Gametogamie* 97, 110  
*Gametophyt* 96  
*Gamon* 136  
*Gastromyctes* 219, 284ff.,  
 285\*, 309, 310, 321, 324  
*Geaster coronatus* 292\*  
 — *hygrometricus* 6  
 — *velutinus* 291  
*Gastraceae* 291  
  
*Gefäßhyphen* 33  
*Gelasinospora tetrasperma* 177  
*Gelbrost* 341  
*Gelenkhyphe (Phyllactinia)* 33  
*Gemini* 14  
*Gemmstein* 8  
*Gemmen* 42  
*Genaustausch* 14, 173  
*Geneaceae* 263, 308  
*Genea* 265  
*Generationswechsel* 192, 195  
 — antithetischer 96, 116  
*generative Hyphe* 184  
*Generatorhyphe* 256  
*Geoglossaceae* 184, 260, 308  
*Geoglossum* 260, 262  
 — *diforme* 260  
 — *hirsutum* 259\*  
*Geographische Rassen* 101,  
 228ff.  
 — Verbreitung der Pilze 316  
*Geopixis* 262  
*Geranium Robertianum* 253  
*Geschichte der Sexualität* 92  
*Geschlechtertrennung, geno-*  
*typische* 98  
 — *phaenotypische* 98  
*Geschlechterverteilung* 213ff.,  
 219ff.  
*Geschlechtsbestimmung* 219ff.  
*Geschlechtschromosomen* 15  
*Geschlechtsmerkmale* 212, 226  
 — sekundäre 102  
*Geschlechtsunterschiede* 108  
*gewundene Hyphen* 191, 205  
*Gibberella Saubinotii* 11, 342  
*Giftpilze* 336ff.  
 — Erkennen 9  
*Gipspilz* 337  
*Gleba* 234, 235, 250, 284  
 — Abschleuderung 286  
*Gloeocystiden* 35, 274  
*Gloeocystidium* 274  
 — *clavuligerum* 35  
 — *pallidum* 35, 35\*  
*Gloeopeniophora* 274  
*Gloeosporium Lindemuthia-*  
*num* 298\*  
 — *nervisequum* 241, 242\*  
*Glukosamin* 5  
*Glyceringärung* 335  
*Glykogen* 287  
*Gnomonia erythrostoma* 177  
 — *leptostyla* 177  
 — *ulmea* 177  
 — *veneta* 240, 242, 242\*  
*Gonapodya prolifera* 46\*  
*Gonimoblast* 300  
*Gonoplasma* 120  
*Gonotokont* 62  
*Gossypin* 9  
*Gramineae* 195  
*Graphium eumorphum* 53\*  
 — *stilboideum* 53\*

- Grünspanpilz 337  
 Grundplatte 265  
*Gymnadenia conopsea* 328  
*Gymnoascaceae* 307  
*Gymnoascus* 62  
 — *candidus* 158  
 — *Reesii* 29\*, 30, 158, 158\*, 236  
*Gymnoconia interstitialis* 196, 199  
 — *nitens* 203  
*gymnokarp* 233  
*Gymnosporangium clavariae-forme* 193\*  
 — *Juniperi* 7  
*Gynotermion* 136  
*Gyrocephalus* 270  
*Gyrocratera* 265  
*Gyromitra* 263  
 — *esculenta* 6, 9, 10  
 Haarbildungen 21  
*Habenaria leucophaea* 328  
*Hadromal* 339  
*Hafer* 342  
*Haftthypfen* 30  
 Haken 35ff., 36\*, 185  
 — Pyronematyp 35  
 — Sordariatypen 36  
 — Tubertypen 36  
*Hallimasch* 320  
*Haplobionten* 96  
*Haplobiontacea* 150  
*Haplodidymae* 299  
*Haplo-Diplobionten* 96  
*Haplophase* 95  
*Haplosporangium* 151  
 haplostromatisch 245  
*Harpochytrium* 45  
*Hartigisches Flechtwerk* 325  
*Hausschwamm* 339  
*Haustorien* 31, 109  
 Hautbildungsgewebe 279  
*Hefe* 7, 8, 11, 152, 155, 333  
 — Zusammensetzung 333  
*Heines Kolben (Weizen)* 341  
*Helianthus* 206  
*Helicobasidium* 76, 83, 270  
 — Basidie 83  
*Helomyza* 337  
*Helotiaceae* 308  
*Helotiales* 183, 308  
*Helvellaceae* 324  
*Helvellales* 183, 259, 260, 262, 307  
*Helvellasäure* 9  
 hemiangiokarp 233, 236, 278  
*Hemibasidiomycetes* 192  
*Hemicellulase* 11  
*Hemi-Form (Uredineen)* 194, 198  
*Hemisphaeriales* 253  
*Herpobasidium filicinum* 203  
*Heterobasidie* 73  
*Heterochaete Sanctae-Catharinae* 26\*, 27  
*Heterochromatin* 15  
 heterözisch 194  
 heterözische Rostpilze 97  
*Hetero-Homothallie* 229ff.  
 heterokaryotisch 98  
*Heterosporie* 188  
*Heterothallie* 98  
 heteroxen 194  
*Hevea* 129  
*Hexagonia* 277  
 — *Pobeguini* 276\*  
*Hexenbesen* 344  
*Hexeneier* 291  
*Hexenring* 16, 321  
*Hieracium Pilosella* 323  
*Higginsia* 259  
 — *hiemalis* 178  
*Hilum* 72  
*Hirneola Auricula-Judae* 77, 83, 270  
 — *delicata* 268\*  
*Histamin* 10  
*H-Kopulation* 211\*, 212  
*Hoehnelomyces* 83, 270  
 — *delectans* 268\*  
*Hof (Konidien)* 59  
*Holobasidie* 75ff., 78  
 — monomere 75  
 — v. *Cantharellus* 75  
*Holobasidiomycetes* 266, 309  
*Hologamie* 100, 152  
*holokarp* 103, 109  
*Holokarpie* 44  
*Holozymase* 334  
*Holzbewohner* 322  
*holzzerstörende Pilze* 338ff.  
*Homobasidie* 73  
*Homoiotypische Teilung* 14  
*Homothallie* 98  
*Humaria anceps* var. *aurantiaca*  
 180  
 — granulata 180, 182\*  
 — *leucomala* 4  
 — *rutilans* 182, 182\*  
*Hutrandschleier* 279  
*Hutrinde* 283  
*Hyalodidymae* 299  
*Hyaloria* 275  
*Hylaricace* 271  
*Hyaloscrophaceae* 308  
*Hyalosporae* 299  
*Hydatoden* 25  
*Hydnaceae* 275, 277, 284  
*Hydnangiaceae* 286  
*Hydnnotria* 263  
*Hydnum ferrugineum* 6  
 — *repandum* 11  
*Hygrocybe* 323  
*hygrophil* 322  
*Hygrophoreae* 278  
*Hygrophorus miniatus* 279\*  
*Hymenalborsten* 257  
*Hymenialcystiden* 23  
*Hymenalperide* 286  
*Hymenium* 274  
*Hymenocheata floridea* 24\*, 26  
 — *tabacina* 268\*  
*Hymenogastraceae* 284  
*Hymenogastrineae* 286, 310  
*Hymenogramme javensis* 24\*, 26  
*Hymenomycetes* 219ff., 272ff., 309, 310  
*Hymenomycetinae* 267  
*Hymenophor* 234, 258, 275  
 — Gabelung 275  
*Hyphales* 299  
*Hyphenfusion* 5  
*Hyphenkopulation* 212  
*Hyphenkörper* 58, 143  
*Hyphenwachstum* 4  
 — Wachstums geschwindigkeit  
 — Verzweigung 19  
*Hyphochytriaceae* 303  
*Hypholoma* 279  
 — fasciculare 7, 37, 222, 223  
*Hyphomycetes* 298, 300  
*Hyphopodium* 31, 251  
*hypopodies capitées* 31  
 — mucronées 31  
*Hypoascus* 64, 148, 156  
*Hypobasidie* 75  
*Hypochnaceae* 267, 309  
*Hypochnus terrestris* 21, 71\*, 96, 97, 150, 190, 198  
*Hypocreales* 166, 245  
*Hypodermataceae* 253  
*Hypo-Form (Uredineen)* 194  
*hypogyn* 113  
*Hypomyces* 331  
 — *Ipomoeae* 331  
*Hypostroma* 243  
*Hypothecium* 258  
*Hypoxylon* 245  
 — *coccineum* 245, 245\*  
 — *fuscum* 245  
*Hysterangiaceae* 284, 286  
*Hysterialles* 253  
*Hysterostomella discoidea* 255\*  
*Hysterothecium* 253  
 Illegitime Kopulation 102, 224  
*Indusium* 295  
*Infektion* 341ff., 343  
*Initialknäuel* 197  
*Initialzelle* 43, 105, 196, 199  
*innere Hülle* 279  
*Inocybe* 10  
 — *asterospora* 26  
 — *fastibilis* 10  
 — *rimosa* 10  
*Inoloma Bulliardii* 7  
*Inolomsäure* 7  
*inoperculat* 256  
*Inoperculati* 307

- interfibrilläre Substanz 6  
 Interkalarzelle 196  
 Interkinese 14  
 Internodien 50  
 intertheciales Stroma 249  
 Interthelialfasern 246ff.  
*Irpea* 275  
 — *flavus* 276\*  
*Isarieae* 332  
*Isogamie* 97, 99  
 isomorph 100  
*Isthmus* 72  
*Jola* 74\*, 79, 81, 84, 270  
 — Basidie 84  
 — Hookeriarum 84  
 — *javensis* 84  
*Judasohr* 270  
*Juniperus communis* 329  
 Kammerbildung 210  
*Karpogon* 186, 301  
*Karyogamie* 95  
*Karyosom* 12  
*Kata-Form* (Uredineen) 194  
*Katalase* 11  
*Katopsis-Form* (Uredineen) 194  
*Katopodium* 253, 256  
*Keimblase* 111  
*Keimsporangium* 50, 67, 304  
*Kernphasenwechsel* 96, 196,  
 295  
*Kernspindel* 12  
*Kernteilung* 12  
*Kettentyp* (Uredosporen) 199  
*Kiefer* 335, 327, 329  
*kleistokarp* 236  
*Knollenblätterpilz* 9, 336  
*Kohlrabihäufchen* 331  
*Konidien* 52ff.  
 — Abschleuderung 57, 58  
 — Befruchtung 191  
 — Träger 52  
 — Trägerumwandlung 59  
*Konjugation* der Chromosomen  
 12  
*Konzeptakel* 247, 250  
*Koproporphyrin* 8  
*Kopulationsast* 133  
*kopulationsbedingende Faktoren* 101  
*Kopulationsschlauch* 120  
*Kopulationsstoff* 186  
*koralloid* 285  
*Koremien* 52, 299  
*Koremienbildung* 59  
*Kragen* 279  
*Kraffenhyphen* 30, 236  
*Kronenrost* 342  
*Krustenfruchtkörper* 265ff.  
*Kugelhefen* 41, 41\*  
*Laboulbenia* 61, 187  
 — *Gyrinidarum* 187\*, 188  
*Laboulbenia inflata* 189  
*Laboulbeniales* 186ff., 300ff.  
*Lachnea hemisphaerica* 23\*,  
 75\*  
 — *melaloma* 180  
 — *stercorea* 94, 179  
*Lachnella* 257  
*Lactariaceae* 274, 309  
*Lactarius* 11, 34, 279, 381  
 — *deliciosus* 8, 337  
 — *piperatus* 6  
 — *rufus* 10, 34\*  
 — *spec.* 72\*  
 — *vellereus* 6, 11, 322  
 — *volemus* 5  
*Lactariussäure* 6  
*Lactase* 11  
*Laelia* 328  
*Lärche* 325, 327, 329  
*Lagenidium brachystomum* 121  
 — *pygmaeum* 121  
 — *Rabenhorstii* 120, 121\*  
 — *sacculoides* 121  
*Lamellen* 276  
 — Bildung 275, 281  
*Lanomyces tibiodensis* 166,  
 168\*  
*Lasiobolus pulcherrimus* 180  
*Lasiobotrys Lonicerae* 33, 164,  
 249, 249\*  
*Lateralast* 260  
*Lateralalkopulation* 135  
*Lebermoose* 330  
*Lecithin* 7  
*Lentinus diluvialis* 310  
 — *lepidus* 310  
*Lenzites* 34, 277  
 — *abietina* 343  
 — *diluvialis* 310  
 — *sepiaria* 339, 343  
 — *tricolor* 310  
*Leotia* 260  
 — *gelatinosa* 261\*  
 — *lubrica* 8  
*Leotiagrin* 8  
*Lepidopteren* 332  
*Lepiota* 279, 324, 331  
 — *acutesquamosa* 13\*, 25, 34,  
 34\*, 71\*, 279  
 — *procera* 322  
*Leptolegnia* 48, 123  
*Leptomitoidae* 126  
*Leptonia euchroa* 276\*  
*Leptostromataceae* 300  
*Leptostromatales* 300  
*Leptotän* 13  
*Leptura-rubra-Pilz* 332\*  
*Leuchten der Pilze* 340  
*Leveillula* 33  
*Lichtanspruch* der Pilze 323  
*Lipasen* 11  
*Lipoide* 5  
*Liriodendron tulipifera* 248  
*Lloydella Habgallae* 24\*
- Loculus* 62, 246, 250  
*Lolium tenuilentum* 330  
*Lonicera* 249  
*Lophodermium hysteroides* 177  
 — *Pinastri* 177, 254\*  
 — *tumidum* 254\*  
*Loranthomyces* 247\*  
*Luftfeuchtigkeit* 323  
*Luridin* 9  
*Lycoperdaceae* 284, 291  
*Lycoperdineae* 291  
*Lycoperdon* 324  
 — *gemmaatum* 8, 323  
 — *perlatum* 292\*  
 — *piriforme* 323  
*Lycoperdopsis* 291  
*Lycopodiaceen-Mycorrhiza* 330  
*Lysin* 10  
*Macrohytrium botrydioides* 45  
 — Zoosporen 45  
*Macrogamet* 43  
*Makrokonidien* 59, 174, 178,  
 248  
*Macrophoma Fraxini* 53\*  
*Macropodia* 262, 323  
 — *macropus* 261\*  
*Magnusia nitida* 159  
*Mais* 344  
*Maltase* 11  
*Maltose* 7  
*Mannit* 7  
*Mannose* 7  
*Manschette* 281  
*Marasmius* 279, 323  
*Mehltau* 342  
*mehrjährig* 284  
*Meiosis* 13  
*Melampsora* 74\*, 77, 79, 84, 200  
 — *Helioscopiae* 195\*  
 — *reticulata* 196  
 — *Rostrupi* 196  
 — *Salicis* 7  
*Melampsoraceen-Basidie* 84  
*Melampsorella* 84, 199, 200  
*Melanconiales* 298, 300  
*Melanconis* 244  
*Melandrium album* 344  
*Melanogastraceae* 284  
*Meliola* 239, 251  
 — *corallina* 25\*, 26, 31, 254\*  
 — *obesa* 30\*, 31  
*Merogamie* 100  
*Meront* 107  
*Merulius* 33, 34  
 — *domesticus* 21\*  
 — *lacrymans* 11, 21, 339  
 — *tremellosus* 24\*  
*Mesophelia Castanea* 162  
*Mesopus* 269  
*Mesosporen* 200, 202  
*Metabasidie* 85  
*Metakinese* 14  
*Metaphase* 12

- Metasporangium 49  
 Metulae 59  
 Microeurotium albidum 161,  
   162\*, 238  
 Micro-Form (Uredineen) 194,  
   198  
 Microgamet 43  
 Mikronoidien 59, 174, 175, 183,  
   248  
 Microsphaera 21  
   — Berberidis 22\*  
 Microthyriaceae 256  
 Microthyrium 247\*  
 Miktohaplont 98, 100, 206  
 Milchgefäße 34, 274  
 Milchsäure 6  
 Mischmycel 118  
 Mitrula 260  
 Mixochimäre 176  
 Molgula socialis 331  
 Molguliden 331  
 Molisia Pastinacae 257\*  
 Monadophyta 302  
 Monascin 8  
 monascogon 249  
 Monascus purpureus 8, 159,  
   159\*  
 Monilia 40, 173  
   — candida 4\*  
   — fimicola 337  
 Monoblepharidaceae 46, 113,  
   303  
   — Zoosporen 46  
 Monoblepharidineae 113, 303  
 Monoblepharis 113  
   — brachyandra 113, 114  
   — insignis 113, 115\*  
   — macrandra 113, 115  
   — polymorpha 113, 115\*  
   — sphaerica 113, 114, 115, 115\*  
 Monözie 97  
 Monözisten, primäre 173  
   — sekundäre 173  
 Monohybridie 220  
 Monoplanetismus 122  
 monostromatisch 243  
 Monotropa 325, 327  
 Morchel 336  
 Morchella 99, 263  
   — conica 185, 185\*, 262\*, 263  
   — elata 184  
   — esculenta 184, 185\*, 263  
 Mortierella 50, 52, 139, 143, 235,  
   284  
 Mucedinaceae 300  
 Mucedineae 299  
 Mucor 41, 50, 51, 52, 304, 321,  
   324, 334  
   — alternans 334  
   — hiemalis 141  
   — javanicus 11  
   — Mucedo 11, 51\*, 134, 135,  
     136\*, 138, 139  
   — piriformis 11  
 Mucor racemosus 41\*, 52  
   — Rouxii 5, 11  
   — V 136\*, 139, 140  
 Mucoraceae 133ff., 303, 304,  
   305, 336  
 Mündungsscheibe 244  
 Multipolarität 101, 213, 228ff.  
 Muscarin 10  
   — dosis letalis 10  
 Muscarinchlorid 10  
 Muscaruin 7  
 Muschelkalk 325  
 Mutinus caninus 293  
 Mutterkorn 7, 10, 344  
 Mutterkornalkoide 10  
 Mycel 15ff.  
   — Blastocladiaceae 19  
   — höhere Pilze 19  
   — Oomycetes 19  
   — Peronosporaceae 19  
   — primäres 19  
   — Saprolegniaceae 19  
   — sekundäres 19  
   — tertiäres 19  
   — X 340  
 Mycelborsten 26  
 Mycelialperidie 286, 288  
 Mycelialschicht 286, 288, 291  
 Myceliophthora lutea 337  
 Mycel radicum atrivirens 330  
   — radicis Juniperi 330  
   — radicis nitrostrigosum 330  
 Mycetome 332  
 Mycogone perniciosa 336  
   — rosea 299\*  
 Myco-Inulin 7  
 Mycoporphyrin 7  
 Mycorrhiza 324  
   — ektotrophe 325ff.  
   — endotrophe 327ff.  
   — peritrophe 324ff.  
 Mycosphaerella 247\*, 248  
   — arachidicola 163  
   — Berkeleyi 163  
   — brassicicola 343  
   — cerasella 164  
   — tulipiferae 163, 164\*, 248,  
     248\*  
 Mycosphaerellaceae 246  
 Myriangiales 162, 247, 307  
 Myriangium 247\*, 259  
   — Bambusae 163  
   — Curtisi 163  
   — Duriacei 162, 164\*, 250, 251\*  
 Myxamoebe 107  
 Myxomycetes 15, 302  
 Myzocytium proliferum 120\*  
   — vermiculum 120, 120\*  
 Nadsonia 155, 155\*  
 Naemacyclus niveus 70\*  
 Nährwert der Pilze 337  
 Narrentaschen 344, 345\*  
 Nectria cinnabarinina 7  
 Nectrioidaceae 300  
 Nematospora Gossypii 329  
 Nematosporangium 49  
 Neottia 326\*, 327  
 Nephromyces 331  
 Netzsporangium 48  
 Neurin 9  
 Neurospora 19, 59, 63, 205,  
   301  
   — sitophila 173, 174\*  
   — tetrasperma 61, 99, 174\*,  
     176  
 Neutrales Mycel 98, 125, 232  
 Nidulariineae 284, 285, 286,  
   289  
 Nidulariopsis 6, 21, 76, 78, 79,  
   97, 150, 284, 285, 288  
   — melanocarpa 96, 190, 198,  
   203, 217\*, 218, 286, 287\*,  
   295  
 Niesslella 247  
 Nothofagus 338  
 Nowakowskilla 15  
   — ramosa 16\*  
 Nuclease 11  
 Nukleolus 12  
 Nutritive Heterothallie 232  
 Nyctalis 282  
  
 Obergärung 335  
 Ochreomyces 328  
 Odontadenia 129  
 Ökologie der Pilze 319ff.  
 Oidien 40  
 Oidium lactis 11  
 Olpidiaceae 303  
   — Zoosporen 43  
 Olpidiopsis luxurians 108  
   — Saprolegniæ 107, 108\*  
   — vexans 108  
 Olpidium Brassicæ 43, 104\*, 105  
   — radicale 103  
   — Viciae 16\*, 43, 44\*, 104  
 Onygena equina 250, 252\*  
 Onygenaceæ 162, 250, 307  
 Oogamie 99, 206  
 Oomycetes 45, 113ff., 303, 304,  
   320  
   — Zoosporen 45  
 Oomycetinae 119, 303  
 Ooplasma 127  
 Oospaere 120, 127  
 Oospora 384  
 Oosporen 43, 120  
 operculat 256, 260  
 Operculati 307  
 Ophioglossaceæ 330  
 Ophiostoma 62, 63, 64, 238,  
   240  
   — fimbriatum 64\*, 156, 162  
   — moniliforme 64\*, 162  
 Ophiostomataceæ 238, 307  
 Opsis-Form (Uredineen) 194, 197

- Orbilia coccinella* 70\*  
*Orbiliaceae* 308  
*Orchidaceae* 327, 328, 329, 330  
*Orchideenkeimling* 328, 329  
*Orchideenmycorrhiza* 327ff.  
*Orchideensamen* 328, 329  
*Orchis incarnata* 328  
*Orthosporangium* 49  
*Oryzaerubin* 7  
*Ostiolum* 236  
*Ostropales* 307  
*Ovum* 43  
*Oxalsäuregärung* 336  
*Oxydasen* 11  
  
*Paarkernphase* 95  
*Pachyma cocos* 6  
— *pinetorum* 6  
*Pachymose* 6  
*Pachyphloëus* 308  
*Pachytän* 14  
*Paedogamie* 100, 155  
*Palaeomycetes Gordoni* 310  
*Palaeontologie* 310  
*Palisadenschicht* 287  
*Palo podrido* 338  
*Pantherinsäure* 7  
*Panus* 284  
— *archaeoflabelliformis* 310  
— *flabelliformis* 310  
— *stipticus* 322  
*Paradextran* 6  
*paragyn* 128  
*Parasodextran* 6  
*Parallelfadentyp* 177  
*Paraphysen* 21, 59, 193\*, 240,  
  274  
*Paraphysoiden* 246  
*parasitische Pilze* 340  
*Parasolpilz* 322  
*Parathecium* 258  
*Parenchym* 239  
*Parodiellina manaosensis* 26  
*Parodiopsis* 31  
— *megalospora* 32\*  
— *perae* 25\*, 26  
*Pars sporifera* 64  
*parthenogam* 181  
*Parthenogamie* 100  
*Parthenogenese* 97, 100, 192  
*Parthenozeugia* 162  
*Patellaria atrata* 23\*, 70\*  
*Paxillus acheruntius* 339  
— *atrotomentosus* 8  
— *panuoides* 276\*, 284  
*Pectinase* 11  
*Pektin* 6  
*Penicilliacae* 160, 238  
*Penicilliosisps clavariaciformis* 7  
*Penicillium* 53, 59, 238, 299,  
  321, 324  
— *citrinum* 8  
— *crustaceum* 11, 58\*, 59,  
  160, 237\*, 238  
*Penicillium, Farbstoff* 7  
— *glaucum* 7, 11  
— *luteum* 11, 160, 161, 238  
— *spinulosum* 7  
— *stipitatum* 20, 95, 96, 160\*,  
  161, 238  
— *vermiculatum* 160\*  
*Peniophora* 339  
— *byssooides* 269\*  
— *cremea* 24\*, 25  
— *laevis* 24\*, 25  
— *nuda* 24\*, 25  
— *pedicillata* 25  
*Peniophoreae* 267, 274, 275, 309  
*Pepsinase* 11  
*Peptidase* 11  
*perennierend* 234  
*Perforatorium* 244  
*Pericystis* 67, 78, 306  
— *Apis* 102, 148, 148\*  
*Peridialborsten* 257  
*Peridie* 193, 234, 235, 258, 284  
*Peridienschicht* 196  
*Peridiolen* 234, 285, 289ff.  
*Perigordtrüffel* 337  
*Periphyses* 191, 238  
*Periplasma* 120  
*Perisporiaceae* 166  
*Perisporiales* 164, 239, 308  
*Perisporium* 238  
— *funiculatum* 166, 169\*  
*Peritheciump* 236ff.  
*peritroph* 324  
*perittogam* 102  
*Peronospora* 49, 131  
— *calotheca* 32\*, 131  
— *effusa* 131  
— *parasitica* 130, 130\*, 131  
— *Schachtii* 53  
*Peronosporaceae* 15, 49, 50,  
  127, 303  
*Petchiomycetes* 263, 265, 308  
— *Thwaitesii* 264\*  
*Peziza aurantiaca* 70\*  
— *bicolor* 7  
— *catinus* 38, 61  
— *scutellata* 7  
*Pezizaceae* 260, 263  
*Pezizales* 178, 307  
*Pfifferling* 10, 336  
*Phacidiae* 308  
*Phacidiales* 177, 259  
*Phaeosporiae* 299  
*Phallaceae* 73, 285, 293  
*Phallineae* 291, 323  
*Phallogaster* 286  
*Phallus* 6, 295  
— *impudicus* 11, 293, 294\*  
*Phasenwechsel, physiologischer*  
  97  
*Phelonites lignitum* 310  
*Phleogena* 79, 83, 270, 275, 289  
— *Basidie* 83  
— *faginea* 290\*  
  
*Pholiota* 96  
*Phoma* 297, 330  
*Phosphatase* 11  
*Phosphate* 11  
*Phosphatide* 7  
*Phosphorglykoprotein* 5  
*Phragmidium* 202  
— *disciflorum* 196  
— *Potentilla-canadensis* 198  
— *Rubi* 193\*  
— *speciosum* 197\*  
— *suaveolens* 206  
— *subcorticium* 206  
— *violaceum* 100, 196, 206  
*Phragmobasidie* 73, 76ff., 79  
— *Auricularia* 76  
— *dimere* 76  
— *monomere* 76  
— *Sirobasidium* 77  
— *Tremella* 77  
— *Uredineae* 76  
— *Ustilagineae* 76  
*Phragmobasidiomycetes* 266,  
  309  
*Phragmosporae* 299  
*Phycomyces* 6, 50, 98, 99, 235,  
  305  
— *Blakesleeanus* 137, 139,  
  139\*  
— *nitens* 5\*, 29\*, 134, 138,  
  139, 139\*  
*Phycomyctes* 15ff., 109ff.,  
  302, 303, 304, 311  
*Phyllactinia* 62, 238  
— *corylea* 62\*, 33\*, 203  
— *suffulta* 31, 33\*, 33\*  
— f. sp. *Betulae* 165  
— f. sp. *Celastrii* 165  
— f. sp. *Coryli* 165, 167\*  
— f. sp. *Fraxini* 165  
*Phylogenie* 302ff.  
*physiologische Rassen* 341  
*Physoderma, Zoosporen* 45  
*Phytophthora* 49, 100  
— *Cactorum* 128  
— *erythroseptica* 128, 129\*  
— *Faberi* 128  
— *Fagi* 128  
— *infestans* 49\*, 128  
— *omnivora* 128  
— *Syringae* 128  
*Phytosterine* 7  
*Pikrococin* 136  
*Pilacre* 270, 289  
— *faginea* 219  
*Pilacrella* 270, 275  
*Pilaira* 139  
*Pilobolus* 51, 52, 58  
— *crystallinus* 52\*  
— *microsporus* 51\*  
— *oedipus* 68\*  
*Pilzatropin* 11  
*Pilze, Zusammensetzung* 8  
*Pilzfarbstoffe* 7ff.

- Pilzgifte 9  
 Pilzkammern (von *Atta*) 331\*  
 Pilzkulturen 336ff.  
 Pilzschäden 340  
 Pilzschllem 6  
 Pilzvergiftungen 9, 336  
 Pilzzucht der Ameisen 330  
*Pinangpalme* 272  
 Pinselzellen 33  
*Pinus* 8, 321  
 — *silvestris* 326  
*Piptocephalis* 55, 57, 139  
 — *Freseniana* 56\*  
*Placodium* 244  
*Planetismus* 46ff., 122  
*Plasmaströmung* 4  
*Plasmodiophora* *Brassicaceae* 107  
*Plasmodiophoraceae* 43, 107  
 — *Zoosporen* 43  
*Plasmodium* 107  
*Plasmogamie* 95  
*Plasmopara* 49, 130  
 — *viticola* 131  
*Plasteoproteide* 5  
*Platanus* 240, 241  
*Plectascales* 62, 158, 236, 307  
*Plectospira* *gemmifera* 128  
*Pleonectria* *denigrata* 168  
*Pleospora* 31, 247, 249, 250, 251, 297  
 — *herbarum* 65\*, 250\*  
*Pleosporatyp* 247, 249ff.  
*Pleurage* *anserina* 176  
*Pleuropus* 269  
*Pleurotus* 284  
*Pluteus* *cervinus* 26  
*Podaxineae* 285, 295  
*Podaxis* *carcinomalis* 295, 297\*  
*Podosphaera* 21  
 — *tridactyla* 22\*  
*Polyascogon* 249  
*Polygonum* 29  
*Polymorphismus* 46  
*Polyphagus* 100, 112, 113, 303  
 — *Euglenae* 15, 16\*, 45, 112, 114\*  
 — *Zoosporen* 45  
*Polypliocium* 295  
 — *inquinans* 297\*  
*Polyporaceae* 277, 284, 310, 324  
*Polyponsäure* 8  
*Polyporus* 322  
 — *adustus* 339  
 — *annosus* 59, 77, 325, 339  
 — *betulinus* 6  
 — *dryophilus* 339  
 — *igniarius* 339  
 — *nidulans* 8  
 — *officinalis* 6  
 — *pinicola* 339  
 — *Schweinitzii* 339  
 — *sulfureus* 11  
 — *vaporarius* 339  
*Polyspermie* 106, 171  
*Polystigma* *rubrum* 177, 178\*  
*Polystictus* 277  
 — *versicolor* 322  
*Polystomellaceae* 255  
*Polytoma* 302  
*Pontisma* *lagenoides* 320  
*Poria* 277  
*Porieae* 275  
*Poronia* 245, 246  
 — *punctata* 245\*  
*Porus* 236  
*primäre Monözisten* 173  
*Primordialgeflecht* 293  
*Primordialhyphé* 184  
*Probasidie* 75  
*Progamat* 135  
*Promycel* 85, 194  
*Prophase* 12  
*Prosorus* 43, 105  
*Protandrie* 113  
*Protascomycetes* 147, 303  
*Prothallien* 330  
*Protobolus* 281  
*Protococcales* 302  
*Protoecrin* 136  
*Protohydnium* 270, 275  
 — *cartilagineum* 271\*  
*Protomerulius* 270, 275  
*Protomyces* 42, 64, 68\*, 78, 306  
 — *macrosporus* 66\*, 147\*, 148  
 — *pachydermus* 41\*  
*Protomyctes* 304, 306  
*Protosporen* 52  
*Protuberanzen* 63  
*Prunus* *domestica* 344  
*Psalliota* 9, 279  
 — *campestris* 6, 7, 10, 11, 17\*, 323, 336  
*Pseudogamie* 100, 145  
*Pseudolpidiopsis* *Oedogoniolum* 111  
 — *parasitica* 111  
 — *Schenkiana* 16\*, 111, 111\*  
*Pseudomixis* 100  
*Pseudoparaphysen* 23, 239, 240, 246, 274  
*Pseudoparenchymschicht* 286, 291  
*Pseudoperitheciem* 246ff.  
*Pseudopeziza* 260  
*Pseudophysen* 27  
*Pseudopycnidiales* 299  
*Pseudosklerotien* 183  
*Pseudosphaeriaceae* 246, 250  
*Pseudosphaeriales* 163, 247, 249, 307  
*Pseudosporidie* 193  
*Pseudovalsa* 245  
*Ptomain* 10  
*Puccinia* 84, 200  
 — *Adoxae* 203  
 — *Anemones-virginianae* 203  
*Puccinia Arenariae* 203  
 — *coronata* 7, 205  
 — *coronifera* 342  
 — *Epilobii* 198  
 — *fusca* 198  
 — *glumarum* 341  
 — *graminum* 60, 72\*, 73, 97, 191, 192, 203, 204\*, 206, 342  
 — f. *Tritici* 205  
 — *Helianthi* 191, 203, 205, 206  
 — *Heucherae* 203  
 — *Malvacearum* 203  
 — *Phragmitis* 204\*, 205  
 — *Pruni-spinosae* 197  
 — *Sorghii* 205, 206  
 — *suaveolens* 198, 206  
 — *triticina* 204\*  
*Pucciniabasidie* 84  
*Pucciniastrum* 199, 200  
 — *pustulatum* 201\*  
*Pufferzelle* 53  
*Pycnidiales* 300  
*Pycnidiosporen* 191  
*Pycnidium* 53, 53\*, 192, 244  
*Pynose* 254  
*Pycnosporen* 53, 60  
 — *Befruchtung* 203ff.  
*Pycnothecium* 253  
*Pyrenomycetes* 301, 302, 308  
*Pyrolaceae* 330  
*Pyronema* 35, 61, 93, 100, 260, 262  
 — *confluens* 92, 94, 178, 179, 179\*, 261\*  
 — var. *igneum* 179  
 — *domesticum* 94, 179  
*Pyronemataceae* 258, 260  
*Pyronematyp* 178  
*Pythieae* 45, 49  
 — *Planetismus* 48  
*Pythiogeton* 50, 320  
*Pythiopsis* 48, 122  
*Pythium* 19, 49, 320, 321  
 — *aphanidermatum* 127  
 — *Debaryanum* 4, 49\*, 127, 127\*, 321, 323, 342  
 — *epigynum* 48  
 — *marinum* 320  
 — *maritimum* 320  
 — *palmivorum* 127  
 — *proliferum* 48, 53, 127, 320, 321  
 — *ultimum* 127  
 — *vexans* 127  
*Radulum* *orbiculare* 271\*  
*Ravenelia* *cassicola* 202  
*Reaktionspotenz* 173  
*Realisatoren* 101, 173  
*Realisatoren-Austausch* 229  
*Realisatoren* 137  
*Receptaculum* 285, 293, 300  
*receptive Hyphen* 191, 206  
*Reduktionsteilung* 13, 222ff.

- Reesia amoeboides 104  
 relative Sexualität 101, 102  
 resupinat 233  
 Resupinateae 267  
 Rheosporangium aphanidermatum 127  
*Rhinotrichum repens* 299\*  
*Rhipidium* 127  
 Rhizidiaceae 303  
 Rhizidieae 15  
 Rhizidiomyces apophysatus 4\*  
*Rhizina* 323, 360  
 — inflata 261\*  
 — undulata 183, 183\*  
 Rhizinaceae 260, 309  
*Rhizoctonia* 328, 329  
 — Solani 192  
 Rhiziden 15, 31  
 Rhizophidiaceae 110  
 Rhizophideae 15  
*Rhizophidium pollinis* 16\*  
*Rhizopogon rubescens* 7  
*Rhizopus* 52, 336  
 — javanicus 11  
 — nigricans 11, 31, 50, 51\*  
 — tonkinensis 11  
 Rhizosphaere 324  
 Rhodophyceae 300, 301  
 Rhodophyta 300, 301, 304  
*Rhopalomyces variabilis* 119,  
 119\*  
*Rhytisma acerinum* 258, 259  
 Rhizopongsäure 7  
 Rinde 282  
 Ring 279  
 Ringhöhle 278, 283  
 Ringwall 277  
 Röhrenbildung 275  
 Röntgenstrahlen 171  
*Roesleria* 260, 263  
 — pallida 261\*  
 Roggen 344  
*Rosellinia reticulospora* 176\*,  
 241\*, 308, 338  
 Rostpilze 194  
 Rostrum 238  
 Rotalgen 300, 304  
*Rozella* 43  
 — septigena 109  
 Rozites 331  
 Rüben 341  
*Russula* 325, 331  
 — acrugincea 9  
 — enetica 10, 11  
 — Farbstoff 7  
 — fellea 323  
 — Gift 11  
 — integra 7  
 — nigricans 11  
 — sardonia 11  
 Saccharase 11  
*Saccharomyces* 68  
 — acid-lactis 11  
*Saccharomyces cerevisiae* 7, 11,  
 40\*, 154  
 — ellipsoideus 154  
 — Ludwigii 100  
 — Pastorius 154  
 — validus 154  
*Saccharomycetaceae* 306  
*Saccharomyces* 62, 67, 306,  
 332  
*Saccharomyces ludwigii* 153,  
 154  
*Saccoblastia* 85  
 — Basidie 85  
*Saccobolus violaceus* 346  
*Saccommyes Dangeardii* 111  
 Säule 255  
 Säuren 6  
 Säurepuffer 325  
*Safranal* 136  
 Sammelzellen 15, 45  
*Saponaria ocyoides* 212  
*Saprolegnia* 48, 99, 122, 122\*  
 — asterophora 123  
 — dioica 124, 320  
 — ferax 124  
 — furcata 123  
 — latvica 124  
 — mixta 124  
 — monoica 123\*  
 — Thuretii 46\*, 124  
 — torulosa 48  
*Saprolegniaceae* 15, 45, 122,  
 303, 320, 321  
 — Planetismus 48  
*Sapromyces Reinschii* 126\*  
*Sarcophilus* 329  
*Sarcodes sanguinea* 326\*  
*Satanspilz* 336  
 Schaden durch Pilze 340  
 Scheide 281  
*Scheinpycnidium* 244  
*Scheintrichogyne* 145, 169, 177  
 Schildchen 254  
 Schizont 107  
*Schizophyllum* 96, 284, 323  
 — commune 101, 216, 221,  
 228, 229, 322, 339  
 — giganteum 339  
*Schizosaccharomyces octosporus* 100, 152, 154  
 — Pombe 153  
 Schnallen 37ff., 38\*, 185, 210  
 Schwammbildung 339  
*Scleroderma* 74, \* 76, 78, 79,  
 82, 273, 286  
*Sclerodermatineae* 284, 309  
*Sclerodermatineenbasidie* 81  
*Sclerospora* 130, 131  
*Sclerotinia* 258  
 — convoluta 183  
 — Gladioli 183, 259  
 — Sclerotiorum 20\*, 65\*  
 — Trifoliorum 344  
 — Urnula 58\*, 59, 258\*
- Sebacina calcea 219  
*Secale cereale* 344  
 Secalonsäure 8  
*Secotiaceae* 34, 278, 295, 309  
*Secotium* 295  
 — agaricoides 296\*  
*Sedum spurium* 323  
 Segment 45  
*Seismosarca alba* 35, 35\*  
 sekundäre Monözisten 173  
 Sekundärsporangien 55  
 Sekundärsporidien 209  
*Selaginella* 330  
*Septobasidium* 74\*, 84, 85, 270  
 — Basidie 84, 85  
 — bogoriense 270  
 Setae 257  
*Setulæ* 27  
 Sexualfaktoren 215ff., 224  
 Sexualität, multipolare 101  
 — pluripolare 101  
 — relative 101, 102  
 Sexualstoff 136ff.  
*Sinkalin* 9  
*Siphonales* 303  
*Sirobasidieae* 270  
*Sirobasidium* 77, 82, 83  
 — albidum 74\*, 83  
 — Basidie 77, 83  
 — Brefeldianum 74\*, 83  
*Skleroascus* 64  
*Sklerobasidie* 75  
*Skleroerythrin* 7  
*Sklerojudin* 7  
*Sklero-Phragmobasidie* 77  
*Sklerotien* 19, 161, 173, 234,  
 236  
*Solanum tuberosum* 105  
*Solenia* 275, 277  
 — anomala 6, 6\*, 102, 190,  
 216, 217, 217\*, 225, 226, 227  
*Somatogamie* 145, 154, 184, 190  
*Sommerspore* 105  
*Sorbit* 7  
*Sordaria* 4, 19, 63, 239, 256,  
 324  
 — Brefeldii 99, 170, 171\*, 308  
 — fimicola 1\*, 4, 5\*, 14\*, 15,  
 35, 40, 102, 169ff., 171\*,  
 176, 222, 223, 224, 229  
 — fimiseda 70\*  
 — macrospora 169  
 — uvicola 101, 169, 308  
*Sorus* 105  
*Spathularia* 184, 262  
 — velutipes 183, 184  
*Speisepilze* 336ff.  
*Speiteufel* 11, 336  
 Spermatien 59, 145, 175, 191,  
 205  
 — Befruchtung 60  
 Spermatozoiden 43, 113  
*Spermophthora* 304  
 — Gossypii 149, 149\*

- Spermophthoraceae 20, 306  
 Spermotangien 43  
*Sphaeria Scirpi* 65\*  
 Sphaeriaceae 239  
 Sphaeriales 22, 168, 239, 301,  
     308  
 Sphaerobolaceae 284, 285  
 Sphaerobolus 6, 285, 286, 288  
     — *iowensis* 286  
     — *stellatus* 287\*, 295  
 Sphaerocysten 34  
 Sphaeropsidales 298, 300  
 Sphaeropsis Mori 298\*  
     — *tabacina* 298\*  
 Sphaerosoma 262, 265, 308  
     — *fuscescens* 261\*  
 Sphaerosporangium 49  
 Sphaerotheca 238  
     — *Castagnei* 93, 165  
     — *Humuli* 165, 166\*  
 Spiritusgärung 335  
 Spondylis-buprestoides-Hefe  
     332\*  
 Spongospora subterranea 107,  
     107\*  
 Sporangialwand 287  
 Sporangien 50  
     — Entwicklung 50  
     — Umwandlung 54ff.  
     — Verzweigung 52  
     — Wand 50  
 Sporangiocyste 109  
 Sporangokarpien 235  
 Sporangiohlen 55  
     — Abschleuderung 287  
 Sporangiosporen 50  
 Sporen 40ff.  
     — Keimung 343  
 Sporenausbreitung 73  
     — anemochore 73  
     — hydrochore 73  
     — zoochore 73  
 Sporenmutterkerne 64  
 Sporensack 289  
 Sporenträger 40ff.  
 Sporidien 191, 207, 208  
     — Kopulation 191  
 Sporobolomyces spec. 72\*  
 Sporocybe byssoides 53\*  
 Sporodinia 50, 55, 100  
     — *grandis* 92, 134, 134\*, 138  
 Sporodochien 52, 183, 259  
 sporogene Zelle 200  
 sporoide Zelle 200  
 Sporokarp 143, 235  
 Sporonema Platani 241, 242\*  
 Sporophlyctis 45, 50  
     — *rostrata* 44\*, 111, 112\*  
 Sporophyt 96  
 Sporormia 249  
     — *bipartis* 65\*  
     — *intermedia* 239, 240\*  
 Sporulation 322  
 Sproßzellen 41  
 Stacheln 27  
 Steinbrand 344  
 Steinpilz 10, 322, 336, 337  
 Stelzfüße 33  
 Stereeae 267  
 Stereum 96, 267, 339  
     — *cyathiforme* 269  
     — *hirsutum* 38, 269, 269\*  
     — *spathulatum* 269  
 Sterigmen 53  
     — Zahl der 75  
 sterile Mycelien 192  
 Sterilitätsfaktoren 171ff.,  
     214ff., 223  
 Sterilitätsgene 172  
 Stichobasidiales 75  
 Stichobasidie 273  
 Stickstoffgewinnung 325  
 Stielbildung 283  
 Stielvolva 283  
 Stielzelle 196, 199, 200  
 Stigmatae Robertiani 177, 253,  
     255\*  
 Stigmataceae 253  
 Stigmatomyces Baeri 187\*  
     — *Sarcophagae* 189  
 Stigmocyste 31, 256  
 Stigmopodien 31  
 Stilbaceae 299, 300  
 Stilbum 79, 82, 83, 270  
     — Basidie 83  
 Stinkmorchel 293  
 Stolonen 50  
 Stomatopodien 31  
 Strahlensonne 63  
 Strangmycel 234  
 Stroma 53, 234, 236  
 Stromatothecium 251ff.  
 Strubes Dickkopf (Weizen)  
     341  
 Stylosporen 53  
 Stypella minor 26\*, 27  
 Subhymenium 284  
 Subiculum 53, 234, 236, 240  
 Suchfaden 102, 214, 223  
 Sulfatase 61  
 Suspensor 133, 138  
 Süßwasserbewohner 321  
 Symbiose 324ff.  
     — symbodial 115  
 Synascomyctes 306  
 Synascus 61, 78, 149, 150  
 Syncephalastrum 55  
     — *cinerereum* 54\*  
     — *racemosum* 56\*  
 Syncphalis 55  
     — *cordata* 56\*  
     — *pycnosperma* 56\*  
 Synchytriaceae 43, 105, 303  
     — Zoosporen 43  
 Synchytrium 100  
     — *endobioticum* 44\*, 105, 106\*  
     — *fulgens* 107  
 Synkaryon 12  
 Tannase 11  
 Tanne 327, 337  
 Tapesia rosea 257\*  
 Taphrina 42, 69, 78, 210  
     — *Alni-incanæ* 344  
     — *aurea* 68\*, 69, 78, 157  
     — *betulina* 344  
     — *Carpini* 68\*, 344  
     — *deformans* 41\*, 68\*, 69,  
     78, 157, 157\*  
     — *epiphylla* 156, 157, 157\*  
     — *Klebahni* 156, 157\*  
     — *Potentillæ* 158  
     — *Pruni* 344, 345\*  
 Taphrinales 41, 42, 156, 308  
 Technische Pilze 332  
 Teichospora 240  
 Telamonia 325  
 Telomorphose 135  
 Teleoblem 279  
 Telophase 12  
 Telotulolager 192  
 Teleutosporen 192  
     — Bildung 200ff., 201\*  
 Terfezia 265  
 Terfeziaceae 265, 308  
 Terminalast 140  
 Termiten 331  
     — Symbiose 331  
 Termon 136  
 Tetradenanalyse 14  
     — bei Sordaria 14  
 Tetrapolarität 101, 171, 221  
 Thaumnidium 52, 55  
     — *chaetocladoides* 55  
     — *elegans* 55, 57\*  
     — *Fresenii* 57\*  
 Thamnomycetes 245  
 Theciun 257  
 Thecospora 84, 200  
 Thecotheus Pelletieri 181\*, 346  
 Thelebolus stercorus 181\*, 346  
 Thelephora 323  
     — *palmata* 8  
 Thelephoraceae 267, 277, 283,  
     309  
 Thelephorsäure 8  
 Theleporus 277  
 Theobroma 129  
 Thielavia sepedonium 162,  
     163\*  
     — *terricola* 162  
 thigmomorphotischer Effekt  
     135  
 Thigmozygospore 133  
 Thigmozygote 133  
 Thraustotheca 122, 123  
     — *clavata* 48  
 Thrips 206  
 Thryamin 10  
 Thyriothecium 253  
 Thronectria denigrata 168  
 Tiersymbiose der Pilze 330ff.  
 Tillettia 85, 92, 210, 212

- Tilletia Tritici 7, 74\*, 79, 81,  
— 85, 211\*
- Tilletiabasidie 80, 81, 85, 210
- Tintenpilze 387
- Tomentellina ferruginosa 24\*,  
— 25
- Torula 40
- Torulopsis 334
- Totentrompete 322
- Tramaadern 250
- Tramagallert 286
- Tramagewebe 234
- Tramalbecher 288
- Tramalborsten 257
- Tramalperdie 286, 288, 291
- Tramaplatten 285
- Tramawulst 265
- Trametes 278
- cinnabarina 7
  - gibbosa 11
  - Pini 276\*, 339
  - sepium 339
  - serialis 339
- Translokation 178, 229
- Transpiration 322
- Transpirationsschutz 323
- Trehalase 11
- Trehalose 7
- Tremella 6, 74\*, 79, 80, 82, 83
- compacta 83
  - fuciformis 270
  - lutescens 83
  - mesenterica 82
- Tremellabasidie 77, 82
- Tremellales 219, 267, 270, 272,  
— 309
- Tremelodon 270, 272
- gelatinosum 271\*
- Trennungsschicht 280
- Trennungswand 50
- Trichocoma 251
- paradoxa 253\*
- Trichogyne 145, 160
- Tricholoma 323
- trichophore Zelle 188
- Trichothyriaceae 256
- Trichothyriales 307
- Trichothyrium fimbriatum  
— 256\*
- Trimethylamin 10
- Triözie 113
- Triphragmium 202
- Ulmariae 7, 198, 206
- Trüffel 235, 336, 337
- Mücken 337
  - Zucht 337
- Tryptase 11
- Tuber 20, 39, 99, 263, 264, 308
- aestivum 12\*, 36, 37\*, 63,  
— 63\*, 185, 186\*, 190, 266\*, 337
  - brumale 36, 63, 185, 190
  - var. melanosporum 37\*,  
— 186\*
  - cibarium 6
- Tuber excavatum 265
- magnatum 337
  - melanosporum 337
  - puberulum 264\*, 265
  - rufum 266\*
- Tuberaceae 20, 265
- Tuberales 185, 256, 259, 262,  
— 308, 321
- Tuberariaceae 300
- Tulasnella 80, 81
- Basidie 77, 80
- Tulasnellaceae 272, 346
- Tulasnellales 270, 272
- Tulostoma 39, 74\*, 76, 79, 81,  
— 82, 273, 284, 286, 288
- Basidie 81, 82
  - mammosum 28\*, 29, 288\*,  
— 323
- Tulostomataceae 286
- Tunica 291
- Typhula 234, 249
- erythropus 216
  - Trifolii 39, 216
  - Typ 216
- Tyrosinase 11
- Ulothrichales 303
- Uncinula Aceris 22\*
- Sengokui 21
- Untergärung 335
- Urease 11
- Uredinales 192, 284, 309, 310,  
— 316
- Uredineenbasidie 77, 85, 194
- Uredolager, primäres 194
- sekundäres 194
- Uredosporen 193
- Mutterzelle 199
- Uromyces 200
- Anemones 208\*
  - appendiculatus 205
  - Betae 194, 197
  - Ficariae 198
  - laevis 198
  - Poae 197
  - Rudbeckiae 203
  - Scillarum 198
  - Scrophulariae 197
  - Vignae 205
- Uropyctis Alfalfae 45, 46\*
- Zoosporen 45
- Ustilaginales 207, 309, 316
- Ustilagineenbasidie 77, 85, 210
- Ustilagino 6, 11, 42, 92, 224
- Avenae 213, 215, 343
  - bromivora 85, 208, 213, 215
  - grandis 213, 215
  - Heufleri 210
  - Hordei 209\*, 211, 212, 213,  
— 215
  - hypodites 216
  - Ischaemi 212
  - longissima 213, 214, 215,  
— 216, 223, 229
- Ustilago longissima var. ma-  
crospora 208\*, 212
- Maydis 7
  - nuda 208\*, 209, 210, 211\*,  
— 212
  - Panici 215, 216
  - perennans 213, 215
  - Scabiosae 208
  - Schweinfurthiana 215, 216
  - Scorzonerae 213
  - striaeformis 343
  - Tragopogonis 208
  - Treubii 29
  - Tritici 210, 211, 212
  - violacea 208, 208\*, 209,  
— 212, 344
  - — f. Dianthi-deltoidis 212
  - Vuijekii 41\*, 209
  - Zeae (Maydis) 209\*, 212,  
— 213, 214, 216, 344
  - — Brandbeulen 344\*
- Valenzunterschiede 224ff.
- Valeriansäure (Iso-) 6
- Valsa 245
- Valsaceae 243
- Vegetationskörper
- Cladochytriaeae 15
  - Diplophytis intestina 15
  - Endophlyctes 15
  - Myxomycetes 15
  - Nowakowskialla 15
  - Phycomycetes 15
  - Polyphagus Euglenae 15
  - Rhizopheidiae 15
  - Rhizidiae 15
- Velum partiale 279
- universale 279
  - — primäres 281
- Venae externae 265
- internae 265
- Venturia inaequalis 164,  
— 248
- Verbreitung der Pilze 315
- Vergiftung durch Pilze 336
- Schutz vor 9
- Vergiftungsscheinungen 10
- Vermorschung 339
- Verpa 263
- bohemica 262\*
- Verticillium candidum 331
- Malthousci 336
- Verwandtschaft 302ff.
- Vesalthermin 9
- Vesikel 329
- Vicia unijuga 103
- Vidin 9
- Volva 260, 282, 293
- Volvagallert 293
- Volvocales 302
- Vuilleminia 74\*, 79, 81
- Basidie 81
  - comedens 81
- Vuilleminiaceae 272

- Wacholder 329  
 Wacholdermycorrhiza 329  
 Wärmebedürfnis der Pilze 324  
 Wasserabgabe der Pilze 322  
 Wasseranspruch der Pilze 322  
 Weingärung 335  
 Weinsäure 6  
 Weizenkeimlinge 342  
 Widerstandsfähigkeit gegen  
     Parasiten 341  
 Wirrfaden 102, 214, 223  
 Wirtelschnallen 37, 38\*  
 Wirtswechsel 194  
 Woronina polycystis 43, 44\*,  
     109  
 Woroniaceae 43, 107, 109,  
     303  
 — Zoosporen 43  
 Woroninsche Hyphe 145  
  
 Xanthotrametin 7  
 Xenogamie 100  
 xerophile Pilze 322
- Xylindein 8  
 Xylochlorinsäure 8  
 Zahl der Pilze 315  
 Zelle 3  
     — Gestalt 3  
     — Kallus 4  
     — Porus 4  
     — Teilung 4  
     — Verband 3  
 Zellkern 11ff.  
 Zelluloseabbau 338  
 Zellulosepilze 5  
 Zellwand 5  
     — Inkrusten 6  
     — Stoffe 5  
     — Struktur 6  
     — Verdickung 6  
     — Zusammensetzung 5  
 Zeugite 62  
 Zodiomyces 26  
     — vorticellarius 25\*, 187\*, 301\*
- Zoosporen 42ff.  
 Zucker 7  
 Zuckeralkohole 7  
 Zwischenzelle 196, 199  
 Zygomycetes 133ff., 303, 304,  
     305, 306, 315  
 — Fruchtkörper 235  
 Zygophase 96  
 Zygophor 133, 134  
 Zygorhizidium 44  
     — Willei 44\*, 110, 110\*  
 Zygorhynchus Dangeardii 134  
     — heterogamus 138, 140, 140\*,  
         325  
     — Moelleri 134  
 Zygosaccharomyces Chevalieri  
     100
- Zygosporangium 42ff.  
 Zytogamie 95, 196